



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



Ger. Per.
2.1



Charles Sedgwick Minot.



Ger. Per.
2.1



Charles Sedgwick Minot.



Biologisches Centralblatt.

P 51,30 X

Unter Mitwirkung

von

Dr. M. Reess

Professor der Botanik

und

Dr. E. Selenka

Professor der Zoologie

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,

Professor der Physiologie in Erlangen.

Fünfte h n t e r B a n d.

1895.

Mit 69 Abbildungen.

Leipzig.

V e r l a g v o n E d u a r d B e s o l d.

(Arthur Georgi.)

1895.

K. b. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Fr. Junge (Junge & Sohn) in Erlangen.

Inhaltsübersicht des fünfzehnten Bandes.

O = Original, R = Referat.

	Seite
Möbius, Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen O	1, 33
Blochmann, Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern O	14
Nusbaum, Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden O	25
Wasmann, Die biologische Litteratur über die Käfer Europas, von 1860 an. Mit Nachträgen aus früherer Zeit und einem Larvenkataloge von Mathias Rupertsberger R	31
Nachtrag zur Notiz von Schimkewitsch über die exkretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer O	32
Haacke, Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen O	44
Loew, Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands R	78
Boas, Lehrbuch der Zoologie für Studierende und Lehrer R	79
v. Hanstein, Entgegnung	79
v. Wagner, Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize R	81
Wasmann, Mémoires concernant l'Histoire Naturelle de l'Empire Chinois R	91
Reibisch, Ergebnisse der Plankton-Expedition R	93, 444
Buckmaster, Ursprung und Beschaffenheit gewisser Bakteriengifte O	96
Dieudonné, Neuere Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Bakterien O	103
Strodtmann, Die Ursache des Schwebvermögens bei den Cyanophyceen O	113
Faussek, Ueber den Parasitismus der Anodonta-Larven in der Fischhaut O	115
Werner, Ueber sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien O	125
Bethe, Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren O	140
Haacke, Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht O	145, 174
Wiesner, Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse	159
Langley, Smithsonian Institution	160
Ohlin, Zoological observations during Peary Auxiliary Expedition 1894 O	161
Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden R	191
Nagel, Erwiderung	192

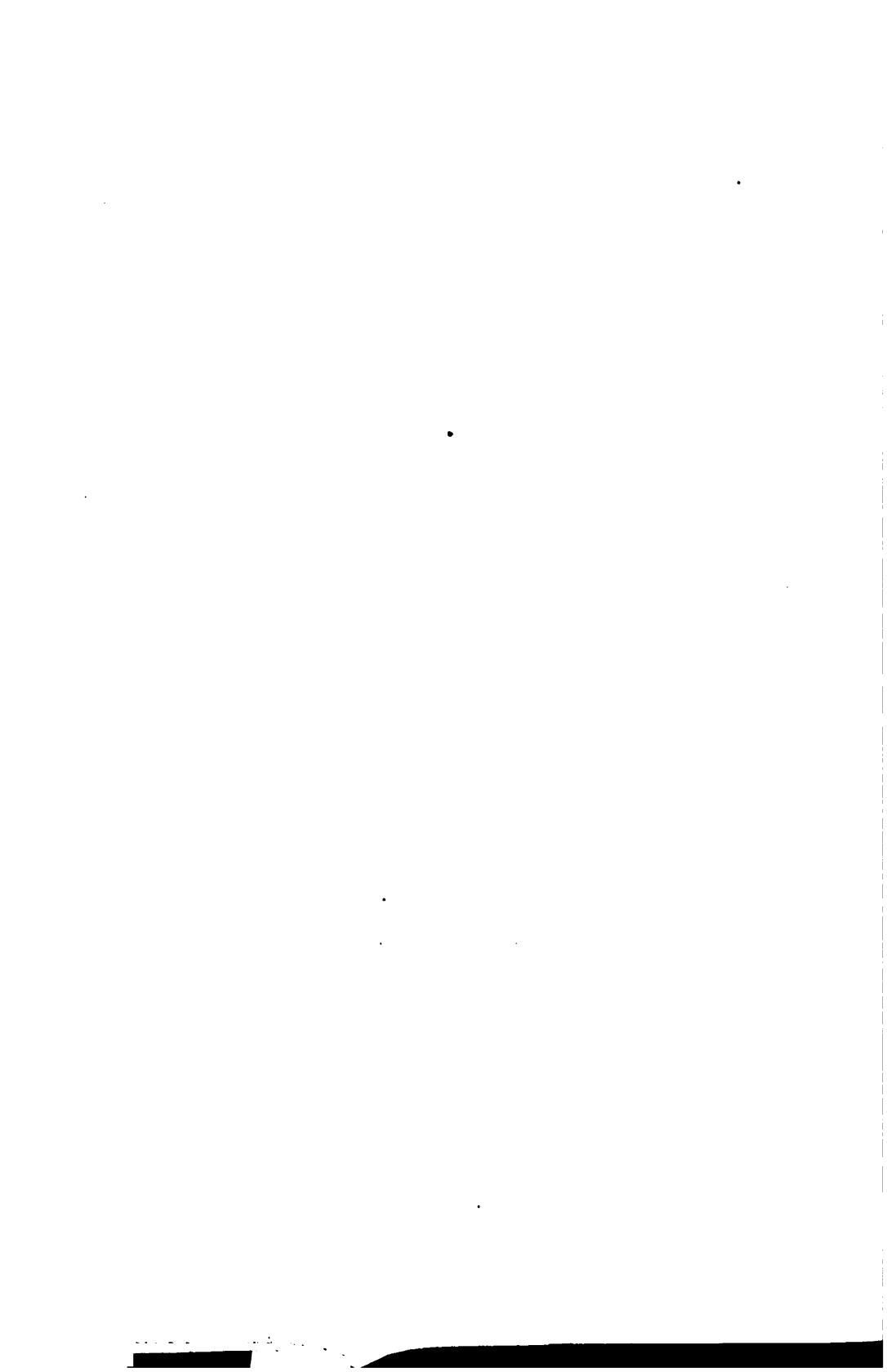
	Seite
Paul und Fritz Sarasin, Die Weddas von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen <i>R</i> . . .	194, 257
Schulz, Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit <i>R</i>	213
Blochmann und Bettendorf, Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden <i>O</i>	216
Thiele, Zur Phylogenie der Gastropoden <i>O</i>	230
Jaworowski, Zu J. Nusbaum's Bemerkungen über die Extremitätenanlagen bei den Isopodenembryonen <i>O</i>	236
Haacke, Lange Krallen und Haare als Erzeugnisse der Rückbildung durch Nichtgebrauch <i>O</i>	238
Strasburger, Noll, Schenk u. Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen <i>R</i>	254
Vogt u. Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie <i>R</i>	255
Müller, Ueber Ursprung und Heimat des Urmenschen <i>R</i>	256
Dreyer, Ergebnisse von Forschungen in lebensgesetzlicher und mechanisch-ätiologischer Hinsicht <i>R</i>	257
Nusbaum, Einige Bemerkungen inbetreff der Entwicklungstheorie von Oscar Hertwig <i>O</i>	286
Helm, Kropf- und Mageninhalt einiger einheimischer Vogelarten <i>O</i>	295
Pavy, Die Physiologie der Kohlehydrate. Ihre Verwendung als Nahrungsmittel und ihr Verhältnis zum Diabetes <i>R</i>	298
Parker, Vorlesungen über elementare Biologie <i>R</i>	302
Samassa, Richtigstellung	303
v. Hanstein, Replik	304
Garbowski, Kausalanalytische Theorie der epigenetischen Evolution, mit dreifacher Rhythmusharmonie in der Ontogenese <i>O</i>	305
vom Rath, Ein Fall von scheinbar bewiesener Telegonie <i>O</i>	333
Werner, Nachträgliche Bemerkungen über die Schlangenzeichnung <i>O</i>	345
Tiebe, Felix Plateau's Beobachtungen und Versuche über die Schuttmittel von <i>Abraxas grossulariata</i> <i>R</i>	348
Rhode, Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten <i>O</i>	352
Birge, On the vertical distribution of the pelagic crustacea of lake Mendota, Wis., during July, 1894 <i>O</i>	353
Luciani, Ueber Ferrier's neue Studien zur Physiologie des Kleinhirns <i>O</i>	355, 403
Kochs, Kann ein zu einem Eisklumpen gefrorenes Tier wieder lebendig werden? <i>O</i>	372
Zacharias, Ueber den Unterschied in den Aufgaben wandernder und stabiler Süßwasserstationen <i>O</i>	378
Roux, Ueber die „morphologische Polarisation“ embryonaler Objekte durch den elektrischen Strom, insbesondere über die „Spezialpolarisation“ und die „Generalpolarisation“ des in Zellen getheilten Eies <i>O</i>	385
Schultz, Ueber den Prozess der Exkretion bei den Holothuriern <i>O</i>	390
Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane <i>R</i>	398, 447, 873

	Seite
Zschokke, Die biologische Station zu Plön nach den Forschungsberichten. Teil 2 u. 3 <i>R</i>	408
Marshall, Lectures on the Darwinian theory <i>R</i>	415
Schröter, Taschenflora des Alpen-Wanderers <i>R</i>	416
Zopf, Cohn's Hämatochrom ein Sammelbegriff <i>O</i>	417
Braem, Was ist ein Keimblatt? <i>O</i>	427, 466, 491
Mayer, Lehrbuch der Agrikulturchemie <i>R</i>	446
Bauer, Ueber das Verhältnis von Eiweiß zu Dotter und Schale in den Vogeleiern <i>O</i>	448
Keller, Die Treskavica-Planina, ein bosnisches Landschafts- und Vegetationsbild <i>O</i>	449
Haacke, Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung <i>O</i>	481, 536, 562
Imhof, Tierwelt der hochalpinen Seen <i>O</i>	506
Zacharias, Ueber die Frühjahrs-Vegetation limnetischer Bacillariaceen im Gr. Plöner See <i>O</i>	517
Kionka, Ueber die desinfizierende Wirkung der Silberpräparate <i>R</i>	519
Brenning, Die Vergiftungen durch Schlangen <i>R</i>	526
Wille, Ueber die Lichtabsorption bei den Meeresalgen <i>O</i>	519
Mendelsohn, Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen <i>R</i>	556
Winternitz, Ueber Allgemeinwirkungen örtlich reizender Stoffe <i>R</i>	557
Loew, Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage <i>R</i>	559
Minot, Ueber die Vererbung und Verjüngung <i>O</i>	571
Verworn, Allgemeine Physiologie <i>R</i>	587
Dubois, <i>Pithecanthropus erectus</i> , eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java <i>R</i>	592
Kohl, Eine neue Theorie der Mechanik der Reizkrümmungen pflanzlicher Organe <i>R</i>	593
Snieszek, Bemerkungen zu den jüngst aufgestellten <i>Brachionus</i> -Arten <i>O</i>	602
Wasmann, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung <i>O</i>	606, 625
Haacke, Litteratur-Nachtrag zu dem Aufsatz in 13—15	622
67. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Lübeck	623
Johannessen, Einige Erfahrungen über subkutane Injektionen mit Kochsalzlösungen und antidiphtherischem Serum bei tuberkulösen und nicht-tuberkulösen Individuen <i>O</i>	646
Methoden zur Messung des respiratorischen Gaswechsels <i>R</i>	650
Schenkling, Nomenclator coleopterologicus <i>R</i>	655
Schenk, Physiologisches Praktikum <i>R</i>	656
Tagesordnung der 20. Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege zu Stuttgart	656
Garbowski, Descendenztheoretisches über Lepidopteren <i>O</i>	657
Lönnberg, On the variation and distribution of the smooth snake (<i>Coronella austriaca</i> Laur.) in Sweden <i>O</i>	672
Hauser, Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für die Entstehung der Geschwülste <i>O</i>	676, 700
Zacharias, Ueber die vertikale Verteilung limnetischer Crustaceen, insbesondere über diejenige von <i>Cyclops oithonoides</i> <i>O</i>	686
Carl Ludwig † <i>O</i>	689

	Seite
Haacke, Der Beweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften <i>O</i>	710
Imhof, Summarische Beiträge zur Kenntnis der <i>Aquatilia invertebrata</i> der Schweiz <i>O</i>	713
Ganglbauer, Die Käfer von Mitteleuropa <i>R</i>	719
Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese <i>O</i> 721, 753, 792, 818, 849	849
Popoff, Zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde <i>O</i>	735
Knauth, Maximaltemperaturen, bei denen Fische am Leben bleiben <i>O</i>	752
v. Erlanger, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (<i>Macrobiotus Macronyx</i> Duj) <i>O</i>	772
v. Wagner, Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie <i>O</i>	777, 805
Louis Pasteur 1822—1895 <i>O</i>	785
Kathariner u. Escherich, Beitrag zur Biologie der Landschildkröten <i>O</i>	815
Korotneff, Zur Entwicklung der Salpen <i>O</i>	831
Lindner, Zur Kenntnis der Biologie gewisser Vorticellen <i>O</i>	833
v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) <i>R</i>	840
Zacharias, Ueber die Möglichkeit einer biologischen Bonitierung von Fischteichen <i>O</i>	847
Brandt, Ueber die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vakuolenfülligkeit bei Meerestieren <i>O</i>	855
Thiele, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren <i>O</i>	859
Barrois, Fauna der Gewässer Syriens <i>R</i>	869
Der III. internationale Kongress für Psychologie	881

Berichtigungen.

S. 80 Z. 2	von oben	lies: „Reaktion“	statt „Regeneration“.
S. 80 Z. 7	oben	„psychischen“	„psychologischen“.
S. 80 Z. 7	oben	„handele“	„handeln“.
S. 80 Z. 11	oben	„Frage“	„Fragen“.
S. 80 Z. 15	oben	„herauslesen“	„hinauslassen“.
S. 80 Z. 15	oben	„unbeantwortet“	„unberücksichtigt“.
S. 80 Z. 24	oben	„den Reiz“	„dem Reiz“.
S. 80 Z. 25	oben	„psychischer“	„psychologischer“.
S. 554 Z. 22	oben	„zu“	„nn“
S. 555 Z. 2	oben	„aus, und“	„aus und“
S. 555 Z. 6	oben	„haben und“	„haben, und“
S. 562 Z. 5	unten	„Weismann, „ist“	„Weismann, ist“
S. 564 Z. 16	unten	„zweiseitig-symmetrisches“	„zweiseitig symetrisches“
S. 565 Z. 20	unten	„Zu den“	„Von den“
S. 568 Z. 18	unten	„zellen erstrecken. Diese aber erben“	„zellen übertragen. Diese aber vererben“
S. 573 Z. 24	oben	„ <i>Pelomyxa</i> “	„ <i>Pelomyra</i> “
S. 584 Z. 14	unten	„Raupen“	„Laube“
S. 585 Z. 17	oben	„larv“	„larv“
S. 585 Z. 22	oben	„larv“	„larv“
S. 821 Z. 10	oben	„Xenien“	„Henien“
S. 821 Z. 1	unten	„Pflanzenmischlinge“	„Pflanzenschlinge“.



Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Januar 1895.

Nr. 1.

Inhalt: Möbius, Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. — Blochmann, Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern. — Nusbaum, Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden. — Wasmann, Die biologische Litteratur über die Käfer Europas, von 1880 an. Mit Nachträgen aus früherer Zeit und einem Larvenkataloge von Mathias Rupertsberger. — Nachtrag zur Notiz von Schimkewitsch über die exkretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer.

Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen.

Von **M. Möbius** in Frankfurt a. M.

Im Wasser untergetaucht wachsende Phanerogamen, wie *Elodea*, sind bisher vielfach in der chemischen Physiologie, besonders zu Versuchen über die Assimilation, benutzt worden, hingegen ist die Physiologie des Wachstums und der Bewegungserscheinungen an ihnen noch wenig untersucht worden. Ich will nun hier einige in dieser Richtung angestellte Untersuchungen mitteilen, zu denen mich gelegentliche Beobachtungen an *Ceratophyllum demersum* geführt haben. Die meisten wurden an der genannten Pflanze ausgeführt und deswegen soll sich auch mit ihr allein das erste Kapitel beschäftigen.

I. Die Wirkungen der Dunkelheit auf *Ceratophyllum*.

Lässt man abgeschnittene, im Wasser aufrecht schwimmende Sprosse von *Ceratophyllum demersum* einige Tage lang im Dunkeln stehen, so haben sie nach Ablauf dieser Zeit ein auffallend verändertes Aussehen gewonnen: Die Internodien haben sich bedeutend verlängert und die bei normalem Wachstum aufwärts gerichteten Blätter haben sich nach unten geschlagen, ebenso sind die Seitenzweige abwärts gebogen. Wenn wir diese Erscheinungen im Einzelnen betrachten wollen, so empfiehlt es sich, zunächst die im Dunkeln eintretende Verlängerung der Sprosse zu untersuchen.

1. Am 11. August wurden 2 Sprosse aufgestellt, der eine H an einem nach Westen gerichteten, also der Nachmittagssonne ausgesetzten Fenster, der andere D in einem Schrank, in dessen Inneres bei geschlossenen Thüren kaum Licht eindringen konnte. Die Messungen ergaben folgendes:

August 1894	H	D
" 11.	10,0 cm	15,0 cm
" 13.	10,5 "	17,5 "
" 14.	10,5 "	18,3 "
" 15.	11,0 "	19,5 "
" 18.	11,0 "	21,0 "

Während sich also H in 7 Tagen nur um 1 cm, d. i. 10% seiner ursprünglichen Länge verlängert hat, ist D in derselben Zeit um 6 cm d. i. 40% gewachsen, jedenfalls eine ganz auffallende Zunahme in so kurzer Zeit. Die starke Verlängerung des Dunkleexemplars D beruht nun nicht auf einem Zuwachs von der Spitze aus, sondern, wie schon oben angedeutet, auf einer Streckung der Internodien, besonders derer im unteren Teil des Stengels. An dieser Stelle haben sich die Internodien während der angegebenen Zeit um die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge, nämlich von 1 auf 1,5 cm gestreckt. Als das Exemplar D am 18. August wieder ans Licht gesetzt worden war, trat anfangs keine weitere Streckung ein, sondern erst nach 2 Tagen: Die Länge des Sprosses betrug nämlich am 20. August 21,0 cm

" 21.	"	22,0 "	¹⁾
" 25.	"	22,5 "	
" 27.	"	23,5 "	
" 31.	"	23,5 "	

In der Zeit vom 21. bis 27. August ist also noch eine Streckung eingetreten, die größer ist, als bei einem gleichmäßig am Licht verweilenden Exemplar zu erwarten sein würde, sie kann möglicherweise noch als eine Nachwirkung der vorhergehenden Verdunkelung angesehen werden, während der Stillstand in den Tagen vom 18. bis 20. vielleicht auf die durch den Beleuchtungswechsel eingetretene Störung im allgemeinen Befinden der Pflanze zurückgeführt werden kann.

Unterdessen ist das Exemplar H bis zum 23. August nicht weiter gewachsen, an welchem Tage es ins Dunkle gestellt wird. Hier ergeben sich folgende Zuwachsverhältnisse:

25. Aug.	11,0 cm	29. Aug.	17,0 cm
27. "	13,0 "	30. "	17,9 "
28. "	15,5 "	31. "	18,5 "

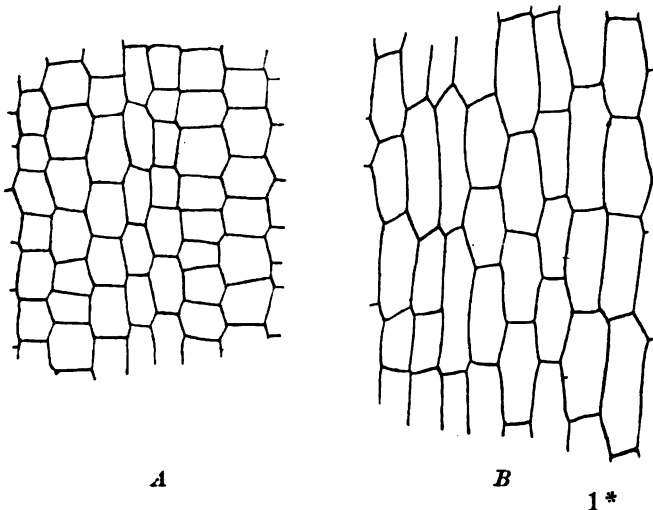
Im Verlauf von 6 Tagen hat sich also der verdunkelte Spross um 7,5 cm, fast 70% seiner ursprünglichen Länge gestreckt. Dass die

1) Die unteren Internodien haben sich bereits auf 2 cm gestreckt.

Streckung nicht gleich nach der Verdunkelung, wie bei dem ersten Exemplar D eintrat, ist vielleicht darauf zurückzuführen, dass das längere Zeit im kleinen Glaszylinder gehaltene Exemplar nicht mehr so kräftig und reizempfindlich war, als das andere frisch dem größeren Kübel entnommene.

Die Erscheinung, dass im Dunklen ein stärkeres Längenwachstum erfolgt, als am Licht, nimmt uns nicht weiter Wunder, da ja ganz allgemein dem Licht ein verzögernder Einfluss auf das Längenwachstum der Pflanzen zugeschrieben wird. Indessen sind die Verhältnisse hier doch etwas andere, als bei im Boden wurzelnden und an der Luft wachsenden Pflanzen. Denn bei diesen pflegen die unter der Endknospe neugebildeten Internodien im Dunklen sich länger zu entwickeln als am Licht, während bei *Ceratophyllum* eine nachträgliche Streckung der älteren Internodien und zwar in sehr bedeutendem Maße stattfindet. Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass diese Streckung auf einer Verlängerung der Zellen beruht, allein es ist auch nicht ausgeschlossen, dass die Dunkelheit die Zellteilung begünstigt und die Einschiebung neuer Zellen, natürlich mit gleichzeitigem Zellwachstum, die Verlängerung der Internodien bewirkt. Die mikroskopische Prüfung ergibt nun keinen Anhalt für die letztere Annahme, sondern bestätigt durchaus die erstere. Die beiden untenstehenden Figuren (Fig. 1) zeigen dies am besten: sie stellen ein Stück Epidermis von oben gesehen dar aus der Mitte des deutlich unterscheidbaren 15. Internodiums genommen, A von einer am Licht wachsenden Pflanze, B von einer verdunkelten. Das betreffende Internodium der ersteren Pflanze war 4 mm, das der letzteren 10 mm lang. Die Zellen bei A sind annähernd quadratisch, 20–40 μ lang, die bei B sind durchschnittlich doppelt so lang wie

Fig. 1.



breit, 50—95 μ lang. Das beweist uns also, dass unter dem Einfluss der Dunkelheit die Zellen eine bedeutende Streckung erfahren, welche sich in einer auffallenden Verlängerung der Internodien und des ganzen Sprosses bemerkbar macht.

Um nun zu untersuchen, ob schon eine Lichtentziehung in geringerem Grade eine starke Beschleunigung des Wachstums verursacht, wurde am 3. September ein 5,7 cm langer Spross in ein Glas gesetzt, welches von einer dunklen Hülle umgeben war, aber am Fenster stand, so dass ziemlich viel Licht von oben einfallen konnte. Der Zuwachs war jetzt ein geringer, wie folgende Tabelle zeigt:

3. September	5,7 cm	8. September	6,4 cm
5. "	6,2 "	10. "	6,5 "
6. "	6,3 "	12. "	6,5 "
7. "	6,4 "	14. "	6,6 "

Da gerade in den ersten Septembertagen auffallend kühles Wetter war, so ist zu vermuten, dass die Temperatur hierbei auch eine Rolle spielt; genauere Beobachtungen habe ich in dieser Hinsicht nicht angestellt. In seinem Habitus hat sich der zuletzt erwähnte Spross nicht verändert, während in völliger Dunkelheit, wie schon erwähnt, die Pflanzen ein ganz anderes Aussehen erlangen. Diese Verhältnisse wollen wir jetzt etwas näher betrachten.

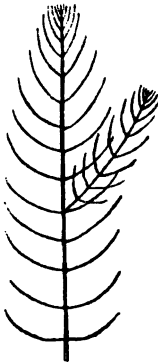
2. Im normalen Zustand, am Licht, sind die Blätter und Seitenzweige in einem Bogen aufgerichtet, so dass beide Spitzen in ziemlich derselben Richtung wie die Spitze des Hauptsprosses stehen (Fig. 2). Nach mehrtägiger Verdunkelung sind an dem aufwärts stehenden Spross dessen Blätter und Seitenzweige nach unten gebogen (Fig. 3). Die Blätter biegen sich an ihrer Insertionsstelle so weit um, dass sie sich im unteren Teil mit der Unterseite fast dem Stengel anlegen oder ihm parallel nach unten gerichtet sind, während ihr oberer Teil vom Stengel absteht, so dass die Spitzen schräg nach unten stehen. Die Seitenzweige beschreiben in ihrem basalen Teil einen kurzen nach unten offenen Bogen und ihre Spitze ist nach unten gerichtet. Die Blätter der Seitenzweige aber ändern ihre Lage nicht, sind folglich in einem Bogen der Spitze ihrer Tragaxe zugewendet. Die Blätter der Seitenzweige behalten also ihre normale Stellung in Bezug auf ihre Axe, während wir die eben geschilderte Stellung der Blätter und Seitenzweige der Hauptaxe als Dunkelstellung bezeichnen können. Untersucht man die in dieser Stellung befindlichen Blätter genauer, so zeigt sich, dass sich ihr basaler Teil gestreckt hat und zwar dessen obere Seite stärker als die untere. Das Blatt von *Ceratophyllum* besitzt nämlich eine Art von Stiel, der sich dadurch von der Blattspreite abhebt, dass er etwas schmaler als dieser ist und dass seine Epidermis nur wenig Chlorophyll enthält, während weiter oben gerade diese Zellschicht das chlorophyllreichste Gewebe ist. Bei den normal wachsen-

den Pflanzen wenig auffallend, wird der Stiel des Blattes deutlich, wenn man das Blatt gegen das Licht hält, wobei er heller und mit

Fig. 3.



Fig. 2.



einer scharfen Querlinie gegen den oberen dunkleren Teil abgegrenzt erscheint. Die Epidermiszellen sind hier, von oben gesehen, annähernd rechteckig und durchschnittlich kürzer bis ebenso lang als breit. Untersucht man aber ein in Dunkelstellung befindliches Blatt, so findet man, dass die Epidermiszellen des Blattstiels sich beträchtlich gestreckt haben, so dass sie viel länger als breit geworden sind, und zwar auf beiden Seiten des Blattes. Es hat also zunächst in der Dunkelheit eine Streckung des Blattstiels stattgefunden, die der Streckung der Internodien unter denselben Verhältnissen entspricht; außerdem tritt Epinastie ein und durch diese wird das Blatt nach unten umgebogen. An den Seitenzweigen ist die Stelle, an welcher die Umbiegung erfolgt, nicht so genau zu bestimmen. Dass es sich bei der Dunkelstellung nicht um eine Abnahme des Turgors handelt, infolge deren

die Seitenzweige und Blätter dem Zug der Schwere folgend, umbiegen, zeigt schon eine Umkehrung der verdunkelten Pflanzen, wobei jene Organe nicht in die normale Lage zurückkehren. Man könnte nun wohl meinen, dass anfangs doch die Seitenzweige durch ihr eigenes Gewicht, besonders das der Endknospe heruntersinken und diese Stellung dann durch Wachstum fixiert würde, allein auch diese Annahme lässt sich leicht durch den Versuch widerlegen.

Der Versuch besteht darin, dass man die Pflanze in inverser Stellung ins Dunkle bringt. Dazu wird das obere Ende der Pflanze mit einem Faden an einem schweren Gegenstand, das untere Ende ebenso an einem Kork befestigt: Die Spitze ist also unten, die Basis oben. Von zwei auf diese Weise in Glasgefäßen aufgestellten Sprossen wurde der eine H, dem Lichte ausgesetzt, der andere D in den Dunkelschrank gebracht. Die Beobachtungen mit D begannen am 31. August. Am 3. September hatte sich von seinen Seitenzweigen der zweite (von der Spitze aus gezählt) in einem Bogen nach oben gerichtet, der erste und dritte waren in ihrem unteren Teil in einem flachen Bogen nach oben gekrümmt, während die Endknospen nach unten hingen, der vierte war noch nach unten gerichtet. Bereits am 5. Sept. aber waren die drei ersten Aeste auch mit ihren Endknospen nach oben gerichtet und begannen ihre Blätter nach unten umzuschlagen. Der Spross blieb bis zum 12. Sept. im Dunkeln und bis dahin waren die drei Seitenzweige gerade nach oben gestreckt, so dass ihr oberer Teil ziemlich in der L^othlinie einstand und die Blätter an demselben zurückgeschlagen waren, während die Blätter an der Hauptaxe sich nicht ganz zurückgeschlagen hatten sondern nur fast gerade von dem Stengel abstanden (s. Fig. 4). Der Spross hatte sich unterdessen von 13 cm auf 20 cm verlängert. Am 12. Sept. wieder ans Licht gebracht, begann er seine Zweige wieder in eine mehr schiefe Lage zu bringen, während sich die Blätter an diesen wieder in die Höhe richteten. Am 15. September war die Stellung so, dass die Axen der Seitenzweige mit der Horizontalen über derselben spitze Winkel von 20—45° und alle Blätter (abgesehen von denen der Endknospen) an Haupt- und Seitenspross mit ihren Tragaxen an der Basis ungefähr rechte Winkel bildeten. Die Blätter an den Seitenzweigen richteten sich dann noch etwas mehr in die Höhe und am 24. Sept., da eine weitere Veränderung nicht mehr eintrat, wurde der Versuch abgebrochen.

Vergleichen wir damit nun das Verhalten des Sprosses H, der am 6. Sept. am Licht invers aufgestellt wurde; er maß dabei 11 cm Länge. Schon am folgenden Tage begannen sich seine Blätter etwas nach oben zu biegen und die Seitenzweige bildeten einen größeren Winkel mit der Hauptaxe. Bis zum 21. Sept. blieb der Spross am Licht und veränderte sich dabei so weit, dass die meisten Blätter, abgesehen von denen der Endknospe in annähernd horizontaler Stellung

waren und von den Seitenzweigen der unterste und oberste abwärts gerichtet war, der zweite an der Spitze ganz und der dritte annähernd horizontal stand (Fig. 5). Als der Spross darauf ins Dunkle gesetzt wurde, richteten sich alle Aeste nach oben, wie es bei D der Fall war, und die Blätter der Seitensprosse schlugen sich zurück. Versuche mit einigen anderen Exemplaren hatten das gleiche Ergebnis.

Fig. 4.

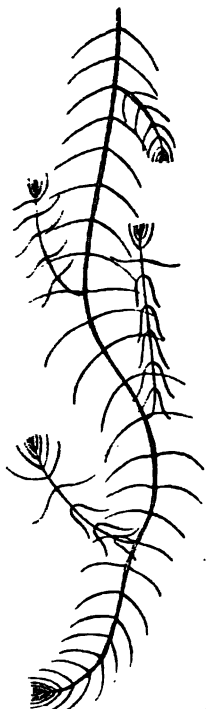
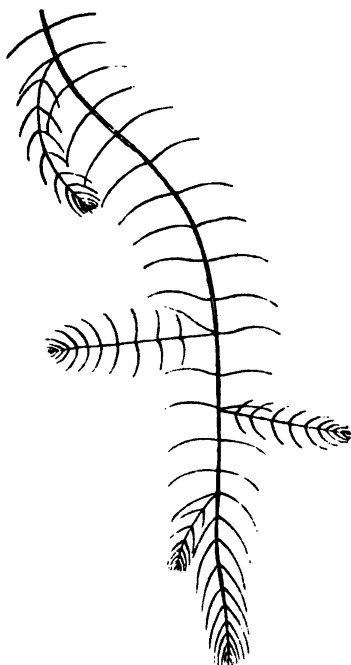


Fig. 5.



Um nun diese merkwürdigen Erscheinungen zu erklären, wollen wir uns zunächst an die verdunkelten Pflanzen halten. Beim Anblick der Fig. 4 wird man versucht sein, die Aufrichtung der Seitenzweige dem negativen Geotropismus zuzuschreiben, allein wenn man sich des Verhaltens derselben Organe bei normaler Stellung, wie es Fig. 3 zeigt, erinnert, wird man sogleich einsehen, dass davon nicht die Rede sein kann. Ja man wird sich sogar überzeugen, dass an den verdunkelten Pflanzen von geotropischen Krümmungen in dem Sinne, wie man sie sonst auffasst, überhaupt abgesehen werden muss, denn der Geotropismus könnte nicht dasselbe Organ einmal der Erde zu, das andere Mal in entgegengesetzter Richtung wenden.

Bestätigt wird unsere Annahme noch durch einen Versuch, bei welchem ein längerer Spross so befestigt wurde, dass der größte Teil des Hauptsprosses in horizontaler Stellung verharrte. Die Endknospe

hing dabei schief nach unten und zwei Seitenäste nicht weit von derselben befanden sich in horizontaler Richtung. Das basale Ende der Hauptaxe war nach oben gekrümmt. Während der Dauer des Versuches (vom 3. — 13. Okt.) trat keine weitere Veränderung ein, als dass die Blätter des Hauptsprosses an seinem aufwärts gerichteten basalen Ende sich aus der Neigung nach unten etwas mehr horizontal stellten.

Der Geotropismus kann also nicht für die in den früheren Versuchen bei verdunkelten Pflanzen eintretenden Krümmungen verantwortlich gemacht werden. Wärme, Feuchtigkeit, chemische Wirkung (etwa des Sauerstoffs der Luft) können hier ebenso wenig in Betracht kommen. Es bleibt nur übrig anzunehmen, dass die Richtungsänderungen der Seitenzweige und Blätter im Dunkeln durch den Einfluss der dieselbe tragenden Organe hervorgerufen werden, dass also die Hauptaxe die Richtung ihrer Blätter und Seitenzweige und diese letztere wieder die ihrer Blätter beeinflusst. Man kann sich das vielleicht so vorstellen, als ob der basale Teil der Tragaxe eine Anziehung auf die Seitenorgane ausübte. Für diese Auffassung sprechen die folgenden Versuche.

Das eine Mal wird von einem Spross, der einen Seitenzweig trägt, der Gipfel soweit abgeschnitten, dass über der Insertion des Seitenzweiges nur noch ein Knoten stehen bleibt, und nun wird der Spross in inverser Stellung ins Dunkle gebracht. Auch jetzt beginnt der Seitenzweig sich aufzurichten und steht nach acht Tagen mit seinem Gipfel senkrecht aufwärts, zugleich beginnen die Blätter an ihm sich zurückzuschlagen. Das andere Mal wird von einem Spross der untere Teil dicht unter der Insertion des Seitenzweiges weggeschnitten und nun findet bei inverser Stellung im Dunkeln keine Aufrichtung des Seitenzweiges statt.

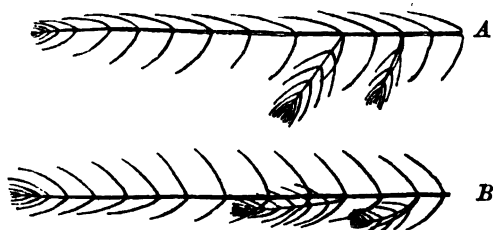
In welcher Weise sich die einzelnen Organe bei der Dunkelstellung verhalten, können wir in folgende drei Sätze zusammenfassen:

- 1) Auf die Seitenzweige übt die Hauptaxe eine Wirkung aus, die sich darin äußert, dass die ersteren sich der Basis der letzteren zubiegen, wenn diese selbst eine vertikale Richtung einnimmt, mag dann die Basis nach unten oder oben gekehrt sein, aber nicht, wenn sie sich in horizontaler Lage befindet.
- 2) Auf ihre Blätter übt die Hauptaxe eine gleiche Wirkung wie auf ihre Seitenzweige aus, nur dass diese Wirkung bloß halb zur Geltung kommt, wenn jene invers gerichtet ist.
- 3) Die Seitenzweige bewirken, dass sich die Blätter nach deren Basis umbiegen aber nur wenn sie vertikal stehen und zwar mit der Basis nach unten.

Dass diese Stellungsänderungen durch die Dunkelheit hervorgerufen werden, ist eine Sache für sich, auf die wir später noch ein-

zugehen haben. Es ist jetzt nur noch mit einigen Worten zu erklären, wodurch das Aufrichten der Seitenzweige und Blätter bei invers gehaltenen Sprossen am Licht erfolgt. Dass die Schwerkraft keine Richtungsbewegungen bei *Ceratophyllum* hervorruft, haben wir an den Dunkelexemplaren gesehen, dass sie aber etwa nur bei beleuchteten Pflanzen wirken sollte, ist nicht anzunehmen: folglich kann die Aufrichtung nicht durch negativen Geotropismus erfolgen. Dass der basale Teil der Hauptaxe eine Anziehung auf die Seitenzweige und Blätter am Licht nur bei inverser Stellung ausübt, ist auch unwahrscheinlich und es wäre dann zu erwarten, dass die Anziehung auch ein volles Aufrichten der Seitenzweige bewirkte. Somit können wir die bei inversen Sprossen eintretende Stellungsänderung der Blätter und Seitenzweige nur durch ihren positiven Heliotropismus erklären, eine Annahme, die durch das Verhalten der am Licht horizontal aufgestellten Sprosse bestätigt wird.

Fig. 6.



Am 3. Okt. wurden 2 Sprosse am Licht so aufgestellt, dass ihre Hauptaxen sich in horizontaler Richtung befanden. Bei dem einen bildeten zu Beginn des Versuches die Blätter auf der oberen Seite des Hauptsprosses einen viel kleineren Winkel mit seiner Axe als die auf der unteren Seite und die beiden Seitenzweige waren schräg nach unten geneigt (Fig. 6A). Allmählich begannen nun die Blätter auf der oberen Seite sich aufzurichten und die Seitenzweige sich zu erheben und als am 13. Okt. der Versuch abgebrochen wurde, bildeten sogar die Blätter auf der unteren Seite des Sprosses einen kleineren Winkel mit seiner Axe als die auf der oberen, die Seitenzweige standen ziemlich horizontal (Fig. 6B). An dem anderen Spross trat während derselben Zeit keine so bemerkenswerte Veränderung ein, da die Seitenzweige von Anfang an schräg aufwärts gerichtet waren und die Blätter anfangs die normale Richtung hatten, aber auch hier legten sich die auf der unteren Seite mehr dem Stengel an.

Ein Aufrichten der Gipfelknospe am Hauptspross ist nicht zu bemerken, nur eine schwache Ablenkung derselben nach dem Fenster zu trat bei dem einen Spross ein. Offenbar ist die Pflanze überhaupt nur schwach heliotropisch. Der Heliotropismus genügt ja auch nicht, um an den invers gestellten Sprossen die Blätter und Seiten-

zweige ganz nach oben zu richten, zumal da sich die Blattstiele und Internodien nicht so strecken wie im Dunkeln und demgemäß weniger biegungsfähig sind. Wenn nun Stengel und Blätter von *Ceratophyllum* keine geotropischen sondern nur heliotropische Krümmungen am Lichte ausführen, so würde die Pflanze in dieser Hinsicht mit den Meeresalgen übereinstimmen, deren Wachstumsrichtungen wenigstens nach Berthold¹⁾ keine Beziehungen zur Richtung der Schwerkraft, wohl aber zu der des Lichtes zeigen. Wir können also das Ergebnis unserer Beobachtungen an *Ceratophyllum* dahin zusammenfassen, dass die Pflanze in mäßiger Weise positiv heliotropische Bewegungen ausführt, dass sie aber durch Entziehung des Lichtes zu eigentümlichen Bewegungen ihrer Organe veranlasst wird, dass diese Bewegungen von den Mutteraxen an den betreffenden Seitenorganen hervorgerufen werden und dass dabei die Stellung, in der sich die Mutteraxen in Bezug auf oben und unten befinden, von Einfluss ist.

3. Wir haben jetzt die empirisch gefundenen Verhältnisse vom theoretischen Standpunkte aus zu betrachten. Dass die Zweige und Blätter der Pflanze positiv heliotropisch sind, aber nur schwache Krümmungen in diesem Sinne ausführen, bedarf keiner weiteren Erläuterung. Dagegen ist es bemerkenswert, dass die Verdunkelung eine Stellungsänderung herbeiführt, welche nicht zu den nyctitropischen Bewegungen zu rechnen ist. Denn sie tritt nicht im normalen Leben der Pflanze und nicht periodisch ein, sondern sie tritt erst bei länger andauernder Verdunkelung ein, sowie sie auch erst nach längerer Beleuchtung wieder rückgängig gemacht wird und zwar nicht einmal vollständig. Wir haben hier also den Vorgang zu beobachten, dass die Dunkelheit einen Reiz auf die Pflanzen ausübt, infolge dessen sie die beschriebenen Bewegungen ausführen. Man könnte nun wohl sagen, dass die Dunkelheit, als Abwesenheit von Licht etwas Negatives sei, dass aber ein Negatives nicht als Reizwirkung betrachtet werden kann. So steht es aber mit der Dunkelheit nicht, sondern sie ist die Entziehung eines der wichtigsten Lebensbedürfnisse für die Pflanze und infolge dessen ebenso wirksam wie der Hunger auf den Menschen. Zudem wissen wir aus den Erscheinungen des Etiolements, dass die Dunkelheit als Reiz auf die Pflanzen wirkt: dass es nicht möglich ist, diese Erscheinungen anders denn als Reizwirkungen aufzufassen, hat auch Frank in seinem neuen Lehrbuch (Band I S. 397) vollkommen deutlich erkannt und ausgesprochen. Beim Etiolement freilich sehen wir die Zweckmäßigkeit der Erscheinung ein, bei *Ceratophyllum* aber ist dieselbe nicht einleuchtend, mir wenigstens hat sich keine Erklärung dafür geboten, welchen Nutzen die genannte Pflanze aus ihrer Dunkelstellung zieht. Es ist sodann darauf aufmerksam zu machen, dass wir hier einen Fall haben von dem Einfluss, den

1) Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII.

die Mutteraxe auf die Stellung ihrer Seitenorgane ausübt. In dieser Hinsicht schließen sich die Krümmungen der Organe von *Ceratophyllum* wohl am ersten an die nyctitropischen Bewegungserscheinungen an, welche sich gerade dadurch auch von den heliotropischen Krümmungen unterscheiden, dass die Bewegungen immer in einer Ebene ausgeführt werden, welche durch die Axe des Tragsprosses geht (conf. Sachs, Vorlesungen). Dass aber auch sonst, ohne den Einfluss des Beleuchtungswechsels die Stellung der Seitenorgane von der Mutteraxe beeinflusst wird, haben vor allem die Beobachtungen von Noll an den zygomorphen Blüten gezeigt, deren Bewegungen von ihm als exotropische beschrieben wurden. Die Richtigkeit der von Noll gemachten Beobachtungen und ihrer Erklärung ist neuerdings durch Meissner (Botan. Centralbl., Bd. 60, S. 1) bestätigt worden. Auch die von Noll kürzlich entdeckte Exotropie der Seitenwurzeln gehört hierher. Bei den Beobachtungen an *Ceratophyllum* fällt uns aber auf, dass sich Haupt- und Seitenspross in Beziehung auf das Zurückschlagen der Blätter nicht ganz gleich verhalten. Ein volles Zurückschlagen der Blätter findet außer an den aufrechtstehenden Hauptsprossen nur an denjenigen Seitensprossen statt, die bei inverser Stellung des Hauptsprosses ihre Spitze nach oben richten, während die bei normaler Stellung des Hauptsprosses hängenden Seitensprosse auch ihre Blätter hängen lassen. Bei dem invers gestellten Hauptspross dagegen weichen dessen Blätter doch so weit von ihrer gewöhnlichen Stellung ab, dass ihre Basis und Spitze in einer senkrecht auf die Sprossaxe stehenden Linie liegen, während der mittlere Teil einen flachen Bogen über dieser Linie bildet (conf. Fig. 5). Unter Umständen liegt auch die Spitze noch über der Insertionsstelle, manchmal unter derselben. Ich möchte den Grund dafür darin sehen, dass die Hauptsprosse, als die stärkeren, auch einen größeren Einfluss auf ihre Seitenorgane ausüben, dass sie also sogar bei inverser Stellung ihre Blätter aus der gewöhnlichen Lage abzubiegen vermögen, wozu die schwächeren Seitensprosse nicht im Stande sind: Diese können es nur thun, wenn sie selbst sich in einer normalen Lage befinden, aber nicht, wenn sie von dem Hauptspross so umgedreht werden, dass ihnen sozusagen das Blut in den Kopf steigen muss. Warum freilich die Hauptsprosse eine stärkere Wirkung in ihren Seitensprossen als in ihren Blättern erzielen, das bleibt noch unerklärt. Man könnte nur annehmen, dass sie leichter auf gleichartige Organe, also Stamm auf Stamm, als wie auf ungleichartige Organe, nämlich Stamm auf Blätter, wirken können.

Ganz besonders bemerkenswert ist nun noch der Umstand, dass sich in dem geschilderten ungleichen Verhalten der senkrecht und horizontal gerichteten Sprosse einerseits, der aufrecht stehenden und hängenden Seitenzweige andererseits eine Empfindung der Pflanze für die Schwerkraft offenbart, die nicht der sonst bekannten geotropischen

Reizbarkeit entspricht, sondern eine Verschiedenheit in ihren anderen Lebensäußerungen bei ungleicher Lage bedingt. Die Schwerkraft wirkt demnach hier nicht in der Weise ein, dass etwa geotropische Krümmungen die durch die Dunkelheit bewirkten abändern, also in solcher Weise, wie beim Rhizom von *Adoxa* der negative Heliotropismus den Transversalgeotropismus beeinflusst, sondern nur so, dass sie die „Reizstimmung“ gibt, dass also zur vollen Ausführung der Dunkelstellung das reizempfindliche Organ sich in einer bestimmten Richtung zur Wirkungsrichtung der Schwerkraft, nämlich der gleichen und auch in bestimmter Stellung in Beziehung auf oben und unten befinden muss. Es ist mir kein anderer Fall bekannt, in welchem so die Lage eines Pflanzenteiles maßgebend dafür ist, ob ein Reiz wirksam werden kann oder nicht. Auch lässt sich nicht wohl annehmen, dass die horizontale Lage überhaupt die Lebensthätigkeiten der Pflanze nachteilig beeinflusst und dadurch eine Art von Starre, eine „Lagestarre“, hervorbringt, analog der Kältestarre, Dunkelstarre u. a., durch welche die Bewegungsfähigkeit gestört wird. Denn die schwimmenden Sprosse finden sich in Natur oft in horizontaler Lage, was ihnen jedenfalls nicht nachteilig ist, und für viel unnatürlicher müssen wir doch die inverse Stellung halten, bei welcher die durch den Reiz der Dunkelheit veranlassten Bewegungen von den Seitenzweigen ausgeführt werden. Vorläufig können wir also nur sagen, dass wir hier vor einer sehr wunderbaren Erscheinung stehen, welche vielleicht durch eingehendere Beobachtungen und weitere Versuche verständlicher werden wird.

Nach dem Abschluss meiner Arbeit wurde ich noch aufmerksam auf eine Arbeit von Rodier (Sur les mouvements spontanés et réguliers d'une plante aquatique submergée, le *Ceratophyllum demersum*), die als vorläufige Mitteilung in den Comptes rendus von Paris 1877, Tome 84, p. 961—963 erschienen ist; die hier versprochene ausführliche Abhandlung scheint nicht veröffentlicht worden zu sein. Verf. hat beobachtet, dass die Stengel von *Ceratophyllum* mit dem oberen Teile regelmäßige pendelartige Bewegungen ausführen, welche circa 26 Stunden brauchen, um zum Ausgangspunkte zurückzukehren. Mit diesen Nutationen ist auch eine Torsion verbunden. Verf. gibt an, dass das Licht keinen Einfluss auf diese Bewegungen hat; sie scheinen also mit den von mir beobachteten in keinem näheren Zusammenhange zu stehen. Interessant ist aber für uns, dass auch die Nutationen nur von den aufrecht stehenden, nicht von den horizontal schwimmenden Sprossen ausgeführt werden. Ferner erwähnt Verf. auch das Zurückschlagen der Blätter, aber nicht als Reizwirkung der Dunkelheit; er sagt nämlich nur: „Je dois ici rappeler que les rameaux du *Ceratophyllum* se présentent sous deux aspects différents: 1) Tantôt les

verticilles sont rapprochés, les entre-nœuds restant très-courts; 2) tantôt, les entre-nœuds s'allongeant, les verticilles s'écartent, les feuilles s'étalent peu à peu, forment avec l'axe un angle de plus en plus grand, et quelques-unes finissent par se renverser vers le bas du rameau". —

II. Die Wirkungen der Dunkelheit auf andere Wasserpflanzen.

An anderen Wasserpflanzen, welche mir gerade zugebote standen, wurden nur einige Versuche gemacht, um zu sehen, ob sich auch bei ihnen die eigentümlichen an *Ceratophyllum* beobachteten Erscheinungen im Dunkeln zeigen.

1) *Myriophyllum spicatum*. Die Myriophyllen sind bekanntlich den Ceratophyllen im Habitus ziemlich ähnlich und es ist bei ihnen am ersten das gleiche Verhalten zu erwarten. Von der genannten Art stand mir wenig brauchbares Material zur Verfügung, es genügte aber, um zu zeigen, dass im Dunkeln sowohl eine starke Streckung der Internodien als auch ein Zurückschlagen der Blätter eintritt. Ein Spross ins Dunkle gesetzt, zeigte folgende Aenderungen seiner Länge:

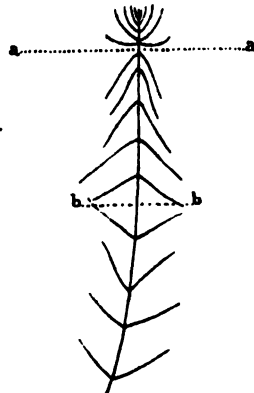
am 28. August	5,5 cm
" 29. "	6,0 "
" 30. "	6,7 "
" 31. "	7,2 "

Also in 4 Tagen ein Zuwachs von 1,7 cm oder 30% der ursprünglichen Länge. Ein Vergleichsexemplar am Licht änderte seine Länge, 7 cm, während derselben Zeit nicht. An dem Dunkelexemplar biegen sich die oberen frischen Blätter mit Ausnahme der die Endknospe bildenden deutlich an der Basis nach unten um, während die älteren Blätter entweder, wie in Fig. 7 schon von Anfang an schlaff nach unten hängen oder sich an der Bewegung nicht beteiligen. An den

Fig. 7.



Fig. 8.



Blättern von *Myriophyllum* ist übrigens kein Stiel zu unterscheiden, die Oberhautzellen sind überall langgestreckt und gleichmäßig chlorophyllhaltig.

2) *Myriophyllum proserpinacoides* beginnt vom 2. Tage an, seit es im Dunkeln steht, seine unter Wasser befindlichen grünen Blätter zurückzuschlagen, während die unteren bereits bräunlichen Blätter ihre Stellung nicht ändern. Der Zuwachs des Sprosses ist dabei nur gering, er verlängerte sich in 6 Tagen (25. Sept. bis 1. Okt.) von 10 cm auf 11,5 cm, also 15% seiner ursprünglichen Länge. Die Figur 8 stellt das Aussehen des Sprosses am 28. Sept. dar, bei *a* ist die Oberfläche des Wassers angedeutet, von *b* an abwärts war das Chlorophyll schon verfärbt, die Pflanze also nicht mehr kräftig. Am 1. Oktober ans Licht gebracht begann der Spross schon am folgenden Tage seine Blätter wieder auszubreiten.

(Schluss folgt.)

Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern.

Von F. Blochmann.

In einem Aufsatz, in welchem die Beobachtungen Smirnow's über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurmes bestätigt werden, sagt Retzius¹⁾, es wären wegen des großen Interesses, das diese Befunde hätten, weitere Untersuchungen an anderen Würmern und Mollusken nötig.

Ich kann zur Ausfüllung der noch recht großen Lücke etwas beitragen, indem ich einen kurzen vorläufigen Bericht erstatte über Untersuchungen, die ich begonnen und die einer meiner Schüler, Herr Tierarzt Zernecke gegenwärtig zu Ende führt. Unsere Untersuchungen haben ergeben, dass ähnliche Einrichtungen, wie sie durch die Arbeiten von Lenhossék, Retzius, Smirnow, Langdon für Regenwürmer und andere Formen bekannt geworden sind, auch bei Plathelminthen vorkommen und gerade bei Bandwürmern eine so reiche Entwicklung zeigen, wie man sie diesen Tieren wohl kaum zugetraut hätte.

Ich hatte schon vor längerer Zeit, als Herr Dr. H. Will in meinem Laboratorium über *Caryophyllaeus* arbeitete, einige Versuche gemacht die Golgi'sche Methode und die Methylenblaufärbung auf Cestoden anzuwenden und hatte mit der letzteren bei *T. cucumerina* auch regelmäßig eine sehr distinkte Färbung gewisser Zellen erzielt. Ich wies Herrn Will wiederholt darauf hin, die Methode auch bei *Caryophyllaeus* anzuwenden. Die ersten Versuche misslangen, und Herrn Will fehlte die nötige Ausdauer, darum blieb seine Untersuchung in dieser Hinsicht ohne den von mir gewünschten Erfolg.

1) Anat. Anzeiger, Bd. X, S. 123.

Ich verlor die Sache jedoch nicht aus dem Auge und nahm die Versuche wieder auf, als mir vor einiger Zeit ein etwas größeres Material von verschiedenen Cestoden zur Verfügung stand. Auch bei diesen Tieren, die man geradezu als *crux et scandalum* der Histologen bezeichnen kann, bewährten sich die genannten Methoden, denen wir schon auf den verschiedensten Gebieten höchst wertvolle Aufschlüsse verdanken, auf das Glänzendste. Wie das Folgende zeigen wird, ist es mit ihrer Hilfe gelungen, in der Erkenntnis des Baues des Cestodenkörpers einen wesentlichen Schritt vorwärts zu kommen.

Als Material dienten mir *Cysticercus cellulosae*, *Taenia serrata*, *T. cucumerina*, *T. echinococcus*, *Bothriocephalus* sp. aus dem Hunde, *Schistocephalus solidus*, *Triaenophorus nodulosus* und vor allem *Ligula monogramma* und *digramma*.

Bei allen diesen Formen gab die eine oder die andere Methode, oder auch alle beide gute Resultate. Die Ergebnisse beider Methoden stimmen untereinander und bei den verschiedenen untersuchten Formen wohl überein, so dass die zu schildernden Befunde gesichert sind.

Zu den Versuchen mit Methylenblau dienten die Scolices und Stücke aus der vorderen Körperregion der zuerst genannten Arten. Nebenher wurde die Chromsilbermethode angewandt bei *Cysticercus cellulosae*, *T. serrata*, *Triaenophorus*, *Schistocephalus*. Ausschließlich mit ihr wurden die beiden *Ligula*-Arten untersucht.

Ich gehe hier nur auf die bis jetzt sicherstehenden, wesentlichen Ergebnisse, soweit sie Nervenendorgane und Muskulatur betreffen, ein. Herr Zernecke wird in Bälde eine ausführliche und von zahlreichen Abbildungen begleitete Darstellung liefern.

Wenn man Stücke der genannten Bandwürmer lebend in Methylenblaulösung legt, so bemerkt man nach einiger Zeit, dass sich zahlreiche multipolare, in den oberflächlichen Schichten gelegene Zellen intensiv blau färben, bald fangen auch die äußeren Ringmuskeln an, blau zu werden. Damit ist der zur Beurteilung des Präparates günstige Moment eingetreten. Man sieht dann folgendes (Fig. 1). Von jeder der in der Tiefe gelegenen Zellen entspringen mehrere zarte, protoplasmatische Fortsätze, die nach der Oberfläche aufsteigen. Jeder solcher Fortsatz tritt mit einer der unter der Cuticula gelegenen Ringmuskelfasern in Verbindung und zwar trifft er dieselbe fast stets etwa in der Mitte. Dieser Befund ist meiner Ansicht nach folgendermaßen zu erklären:

Die multipolaren Zellen sind die Myoblasten der Ringmuskelfasern, die unter dem Epithel oder in den tiefsten Schichten desselben liegen geblieben sind, während der kontraktile Teil, die Faser, bis unter die Cuticula in die Höhe gerückt ist. Fig. 1b zeigt diese Verhältnisse im optischen Längsschnitt aus der Halsgegend von *T. serrata*. Außer den Fortsätzen die sich nach oben zu den Ringfasern wenden, ent-

springen von den multipolaren Zellen noch mehrere andere, die in die Tiefe gehen, an den Methylenblaupräparaten aber gewöhnlich nicht weit zu verfolgen sind. Was sie bedeuten wird die Schilderung der nach der Chromsilbermethode erhaltenen Präparate ergeben.

Fig. 1a.

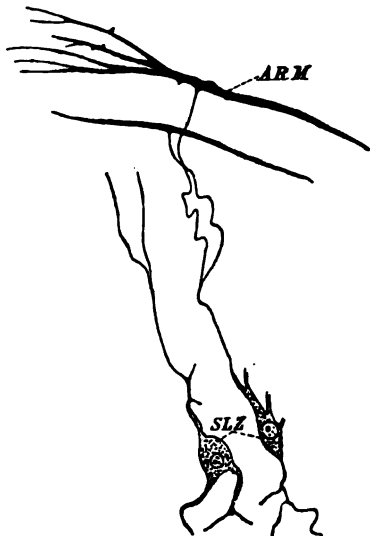


Fig. 1b.

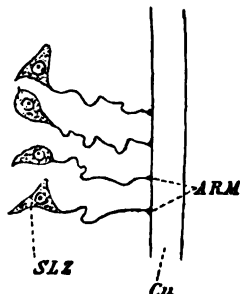


Fig. 1. Sommer-Landois'sche Zellen vom Skolex von *Taenia serrata*.
Methylenblaubehandlung.

a. Zwei solche Zellen und dazu gehörige Ringmuskelfasern von der Fläche gesehen; dicht an einem Saugnapf.

b. Optischer Längsschnitt durch die Seite des Halsabschnittes.

ARM = Äußere Ringmuskeln; Cu = Cuticula; SLZ = Sommer-Landois'sche Zellen.

Außer diesen multipolaren Zellen, die ich Sommer-Landois'sche Zellen zu nennen vorschlage¹⁾, färben sich — besonders am Scolex und in der Halsregion zahlreiche einzeln liegende spindelförmige Zellen (Fig. 2a u. b), die einen langen, feinen Fortsatz in die Höhe senden, der in die Cuticula eintritt, um hier mit einer schlank birnförmigen Anschwellung zu enden. Der andere Fortsatz geht in die Tiefe und lässt sich oft noch weit verfolgen. Genaueres ergeben auch dafür Golgi'sche Präparate. Diese Zellen sind Sinneszellen.

Es ist mir nie gelungen, mit Methylenblau gute Färbungen des Ganglions, der Längsnerven oder größerer Abzweigungen derselben zu erhalten.

Dagegen gelingt dies leicht mit der Chromsilberbehandlung, die auch in anderer Beziehung wertvolle Aufschlüsse gibt. Ich werde

1) Der Grund für diese Benennung wird sich weiter unten ergeben.

mich hier darauf beschränken, die bei *Ligula* mit der Golgi'schen Methode erlangten Resultate darzulegen, weil diese Tiere wegen ihrer

Fig. 2a.

Fig. 2. Sinneszellen von *Scolex* von *Taenia serrata* nach Methylenblaubehandlung.

- a. 4 Sinneszellen von der Fläche gesehen (zwischen den Saugnäpfen).
- b. Optischer Längsschnitt durch die Seite des Halsabschnittes mit den Endknöpfchen von zwei Sinneszellen. Die Varikositäten an den Fasern sind eine Folge der Behandlung. Sie traten während der Beobachtung des Präparates auf.

ARM = Äußere Ringmuskeln.

Cu = Cuticula.

SZ = Sinneszelle.

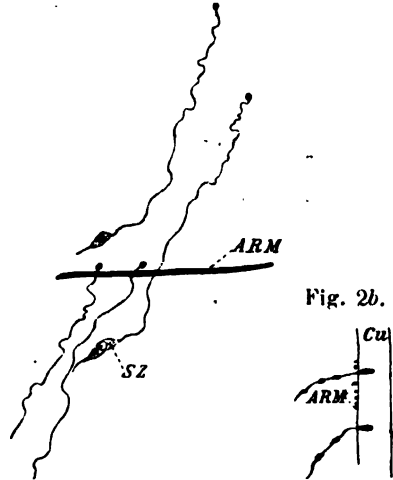


Fig. 2b.

Größe und leichten Erhaltbarkeit für diese Behandlung bei weitem am geeignetsten sind. Ich bemerke zum Voraus, dass alles was ich bei anderen Formen durch Chromsilberbehandlung gesehen habe, mit den bei *Ligula* beobachteten Verhältnissen übereinstimmt. Fig. 3a stellt einen kleinen Teil der Randpartie eines Querschnittes aus der Schwanzregion von *Ligula* dar. Man sieht unter der Cuticula die Ringmuskelfasern die sich hier, wie es öfter geschieht, auch imprägniert haben — auch bei andern Muskelfasern kommt das nicht selten vor und sie zeigen dann oft dieselben eigentümlichen Anhängsel, wie sie von Lenhossék und Retzius auch für *Lumbricus* abgebildet werden — und mit ihnen im Zusammenhang die multipolaren — Sommer-Landois'schen — Zellen, die sich bei den anderen Formen mit Methylenblau gefärbt hatten. Man erkennt weiter, dass ihre in die Tiefe steigenden Fortsätze mit einem zwischen dem Epithel und den inneren Längsmuskeln gelegenen Nervenplexus zusammenhängen. Ich habe neben dieser Abbildung eine Kopie der von Sommer-Landois gegebenen Abbildung des von diesen Autoren bei *Bothriocephalus* beobachteten „plasmatischen Gefäßsystems“ gesetzt und man wird ohne jede weitere Erklärung erkennen, was das „plasmatische Gefäßsystem“ ist.

Es gereicht mir zur großen Freude, dass ich auch in diesem Falle, wie früher bei den plasmatischen Längsgefäßen der Taenien die so lange bezweifelte Beobachtung der verdienten Forscher in ihr Recht einsetzen konnte. Warum haben aber nun die zahlreichen späteren Beobachter, welche die Bandwürmer mit allen Hilfsmitteln der

modernen Technik bearbeiteten, keine Spur von dem gefunden, was Sommer und Landois schon vor mehr als 20 Jahren gesehen haben? Aus dem einfachen Grunde, weil keiner auf den Gedanken kam, seine Präparate so zu behandeln, wie sie es gethan haben.

Fig. 3a.

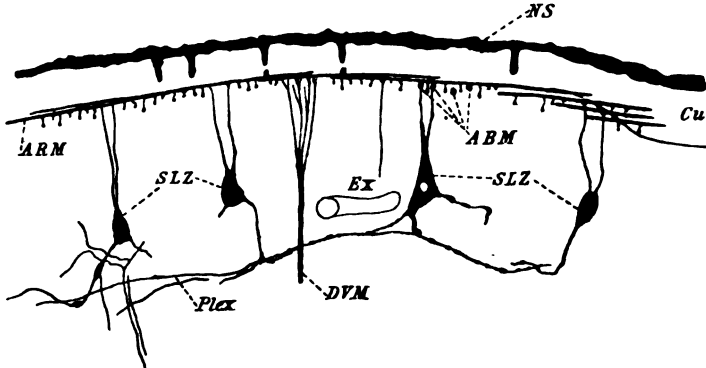


Fig. 3b.

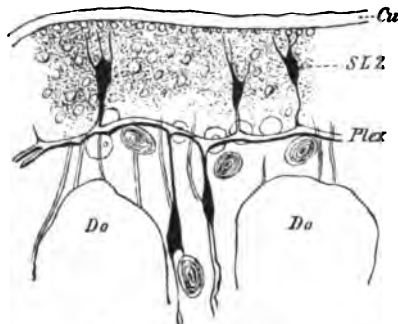


Fig. 3a. Teil eines Querschnittes durch Cuticula und Epithel von *Ligula*.
Nach einem Golgi'schen Präparat.

Fig. 3b. Kopie der von Sommer und Landois gegebenen Darstellung des „plasmatischen Gefäßsystems“ von *Bothriocephalus latus* (Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXII, 1872, Taf. VII, Fig. 1).

ALM = Aeußere Längsmuskeln; ARM = Aeußere Ringmuskeln; Cu = Cuticula; Do = Dotterfollikel; DVM = Dorsoventralmuskel; Ex = Teil des äußeren Gefäßplexus; NS = Niederschlag von Chromsilber auf der Oberfläche der Cuticula; Plex = Subepithelialer Nervenplexus; SLZ = Sommer-Landois'sche Zellen (Myoblasten der äußeren Ring- und Längsmuskeln).

Aus der Anmerkung S. 42 ihrer Abhandlung (Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXII, 1872):

„Andere Glieder hatten längere Zeit in Pacini'scher Flüssigkeit [Hydrarg. bichlorat. corros. 1 Teil, Natr. chlorat. pur. 2 Teile, Glyc. (25° Beaumé) 13 Teile, Aq. dest. 113 Teile] (das ganze mit 2 Vol. aq. dest. verdünnt) gelegen, bevor Müller'sche Flüssigkeit zur Anwendung

kam“ und aus der direkten Angabe S. 47: „Diese Zellen mit ihren Ausläufern beobachteten wir an Schnitten solcher Glieder, welche in ganz frischem Zustande zunächst mit Pacini'scher Konservierungsflüssigkeit oder stark verdünnter Lösung von Hydrarg. acet. conctr. (1 Teil auf 100 Teile Wasser) behandelt, und später in Müller'scher Augenflüssigkeit gehärtet waren“ ergibt sich ganz klar, dass sie ihr „plasmatisches Gefäßsystem“ an Präparaten beobachteten, die zuerst mit Quecksilbersalzen und dann mit doppeltchromsauren Kali behandelt waren. Sie haben also ihre Resultate einfach durch die Golgi'sche Chromquecksilbermethode — und zwar mit umgekehrter Reihenfolge der Lösungen — erlangt und waren so — allerdings un-

Fig. 4a.



Fig. 4b.

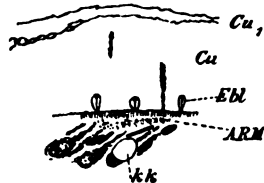


Fig. 4a. Teil eines Querschnittes durch die Randpartie der Bauchseite von *Ligula* mit einem Golgi'schen Präparat.

ARM = Äußere Ringmuskeln (nicht imprägniert); *BZ* = Zelle des Plexus, von der zahlreiche Endbäumchen entspringen; *Cu* = Cuticula; *EB* = Endbäumchen (freie Nervenendigungen im Epithel); *Ex* = Teile des äußeren Gefäßplexus; *DVM* = Dorsoventralmuskeln; *JLM* = Innere Längsmuskeln (zur Orientierung eingezeichnet, nicht imprägniert); *NS* = Chromsilberniederschlag auf der Oberfläche der Cuticula; *Plex* = Subepithelialer Nervenplexus; *SZ* = Sinneszellen.

Fig. 4b. Kleiner Teil eines Längsschnittes durch die Cuticula am Vorderende von *Ligula* (Sublimatpräparat).

Cu = Cuticula; *Cu₁* = Äußere Schicht derselben; *ARM* = Äußere Ringmuskeln; *Ebl* = Endbäschen der Sinneszellen; *kk* = Kalkkörper.

bewusst — die Entdecker dieser Methode. Dass sie von mit blassem Inhalte erfüllten Kanälen sprechen konnten, ist jedenfalls auf eine nur mangelhaft gelungene Imprägnierung zurückzuführen.

Gelungene Golgi'sche Präparate zeigen aber noch wesentlich mehr.

Die Sinneszellen, welche wir mit Methylenblau färben konnten, treten auf den Golgi'schen Präparaten sehr gut hervor (Fig. 4a). Man sieht sie fein fadenförmig nach der Cuticula aufsteigen (manchmal ist dieser Teil auch etwas verdickt) und in dieselbe eindringen um hier mit einem Knöpfchen, dem öfter ein feines Stiftenchen aufgesetzt ist, zu endigen. Manchmal sieht man ihren Endabschnitt in Verbindung treten mit einer der zahlreichen trichterförmigen Einsenkungen der Cuticula.

Es erscheint mir bis jetzt möglich, dass diese Verbindung nur ein durch die Imprägnierung hervorgerufenes Trugbild ist, denn man kann die Endapparate auch an Sublimatpräparaten, die nach den gewöhnlichen Methoden gefärbt sind, sehen (Fig. 4b) und überzeugt sich dabei, dass eine solche Beziehung zu den Durchbrechungen der Cuticula im allgemeinen jedenfalls nicht besteht. An solchen Präparaten sieht man auch einiges von der feineren Struktur der Endknöpfchen, was durch die Imprägnierung verdeckt wird. Die Faser dringt in einen kleinen bläschenartigen Hohlraum von etwa birnförmiger Gestalt ein und endet an der nach der Oberfläche zugekehrten Seite mit einer plattenartigen Verbreiterung, so dass das Ganze wie ein Nagel aussieht. Der untere Fortsatz der Sinneszelle tritt — manchmal in zwei oder drei Fasern sich spaltend — in den subepithelialen Nervenplexus ein. Sowohl von der den Kern enthaltenden Anschwellung — dem Zellkörper — als auch von dem nach der Cuticula zu aufsteigenden Teile und ebenso von dem nach dem subepithelialen Plexus sich wendenden Fortsatze gehen gelegentlich feine Fäserchen ab, die oft noch ziemlich weit im Epithel zu verfolgen sind und schließlich frei enden.

Außer diesen Sinneszellen finden sich im Epithel der *Ligula* noch sehr zahlreiche freie Nervenendigungen Fig. 4a *EB*. Aus dem subepithelialen Plexus treten feine Fasern in die Höhe, welche sich dicht unter der äußeren Ringmuskellage in ein zierliches Endbäumchen auflösen. Vielfach sieht man in den Plexus eingelagert multipolare Zellen (*BZ*) von denen eine größere Zahl solcher Endbäumchen ihren Ursprung nehmen. In nicht seltenen Fällen lassen sich die Fasern der Endbäumchen und der Sinneszellen bis tief in die Längsmuskeln hinein verfolgen; sie entspringen dann von aus der Tiefe aufsteigenden Nervenstämmen. In einzelnen Fällen gehen die Fasern wohl direkt bis zu den Längsnervenstämmen.

Auch für das zentrale Nervensystem, ebenso für das Exkretionssystem und das Parenchym hat die Golgi'sche Methode wichtige Aufschlüsse gegeben. Ich will davon nur auf einen Punkt hinweisen. Bekanntlich ist der feinere Bau des Parenchyms, besonders die Gestal-

tung der Parenchymzellen und ihr Verhalten zu der Zwischensubstanz bisher noch immer kontrovers gewesen. Wie nun unter bestimmten Verhältnissen im zentralen Nervensystem der Wirbeltiere die Gliazellen sich imprägnieren, so erhält man bei *Ligula* gelegentlich auch tadellose Bilder der Parenchymzellen. Diese sind außerordentlich reich verästelt; sie sehen aus wie multipolare Ganglienzellen. Sie durchflechten mit ihren Fortsätzen alle Organe. Die Fortsätze haben offenbar die Zwischensubstanz abgeschieden. So kommt die retikuläre Struktur derselben zu Stande.

Auf weiteres hier näher einzugehen, unterlasse ich, um diese Mitteilung nicht allzusehr auszudehnen. Herr Zernecke wird auch über diese Dinge ausführlich berichten.

Es lag natürlich sehr nahe, nach diesen überraschenden Ergebnissen bei Bandwürmern auch die beiden andern Abteilungen der Plathelminthen, die Trematoden und Turbellarien einer Prüfung zu unterziehen. Ich habe mit Unterstützung der Schüler des hiesigen Institutes einige vorläufige Versuche in dieser Richtung angestellt. Diese haben die bei den Cestoden gewonnenen Resultate in erfreulicher Weise bestätigt. So ließ sich bei beiden Abteilungen nachweisen, dass die angeblich kernlosen Muskelfasern in derselben Weise wie bei den Bandwürmern mit tiefer gelegenen Sommer-Landois'schen Zellen zusammenhängen¹⁾. Es ist also begründete Ansicht vorhanden, dass die kernlosen Muskelfasern definitiv von der Bildfläche verschwinden werden. In dem nervösen Plexus der Rückenseite von *Dendrocoelum lacteum* finden sich wie bei Cestoden multipolare Zellen, die zahlreiche wiederholt sich verästelnde Fortsätze in das Epithel schicken die hier frei enden. Auch bei Trematoden findet sich ein solcher Plexus, wie schon die jüngsten Untersuchungen von Loos zeigen. Bei *Monostomum mutabile* habe ich selbst Andeutungen eines solchen an Golgi'schen Präparaten beobachtet. Ich untersuchte diese nicht ganz leicht zu erhaltende Form deswegen, weil es für mich von großer Wichtigkeit war, die von Braun in der Cuticula dieses Tieres beobachteten Kerne aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Ich fand diese Gebilde auch leicht, überzeugte mich aber bald davon, dass es keine Kerne sind. Es sind die Endigungen von Sinneszellen wie ich sie oben für Cestoden spez. für *Ligula* beschrieben habe. Sie färben sich weder mit Hämatoxylin, noch mit anderen guten Kernfarbstoffen. An günstigen Stellen der Schnitte gelingt es in den Bläschen den oben beschriebenen nagelförmigen Endabschnitt der Sinneszelle zu sehen. Gelegentlich kann man auch die Faser ein Stück weit in die Tiefe verfolgen. An ungünstigen Stellen kann sehr leicht der Eindruck entstehen, als ob in den Bläschen ein kleines Körperchen

1) Bei den Trematoden sind die großen schon oft beschriebenen sog. Ganglienzellen die Myoblasten.

(Nukleolus) frei läge. Wahrscheinlich sind diese in der Cuticula gelegenen Endapparate schon öfter gesehen worden, da ja von verschiedenen Autoren bläschenartige Bildungen in den tieferen Schichten der Cuticula beschrieben werden. Bei *Polystomum integerrimum* gelang es, Sinneszellen, wie bei den Cestoden nachzuweisen.

Diese wenigen vorläufigen Resultate zeigen schon, dass man bei Trematoden und Turbellarien hinsichtlich der Nervenendapparate etc. ganz ähnliche Verhältnisse erwarten darf wie bei den Cestoden. Ich hoffe in Bälde genaueres darüber berichten zu können.

Fassen wir das für die Cestoden mitgeteilte kurz zusammen:

Es findet sich ein reich entwickelter, unter der sog. Subcuticularschicht gelegener Nervenplexus. In der Subcuticularschicht liegen zahlreiche Sinneszellen und freie Nervenendigungen.

Es ergibt sich daraus die wichtige Folgerung: Die sog. Subcuticularschicht der Cestoden ist das Epithel dieser Tiere, die Cuticula ist eine wahre Cuticula¹⁾ und nicht ein metamorphosiertes Epithel.

Es ist bekannt genug, wie viel über die Auffassung der Körperschichten der Cestoden und der nahe verwandten Trematoden geschrieben ist. Eine ausführliche Darstellung dieser Frage werde ich an anderer Stelle geben, wenn unsere Untersuchungen über Trematoden und Turbellarien weiter fortgeschritten sind. Hier will ich nur das wichtigste ganz kurz berühren.

Es stehen sich zur Zeit drei Auffassungen gegenüber:

- 1) Die sogen. Subcuticularschicht ist das äußere Epithel. Die Cuticula ist eine wahre Cuticula.
- 2) Das Epithel fehlt dem erwachsenen Tiere. Die Cuticula ist eine Basalmembran. Die sogen. Subcuticularschicht gehört zum Parenchym.
- 3) Die Cuticula ist das (durch Verlust der Kerne, Zellkörper) metamorphosierte Epithel. Die sogen. Subcuticularschicht gehört zum Parenchym.

Die erste Auffassung ist die älteste. Sie drängt sich eigentlich bei der Betrachtung eines Bandwurmdurchschnittes sofort auf. Sie wird heute nur von wenigen, so von Pintner und Zograf geteilt. Die zweite, von Schneider begründet, hat durch die gewichtige Fürsprache des Altmeisters der Helminthologie Leuckart gegenwärtig die weiteste Verbreitung. Die dritte besonders von Monticelli und Braun vertretene, hauptsächlich auf angebliche Funde von Kernresten in der Cuticula gestützt, ist erst kürzlich von Loos eingehend kritisiert, worden, wobei sich ihre Unhaltbarkeit herausstellte.

1) Dass sie sich chemisch anders verhält als die Cuticula bei anderen Tieren ist mir wohl bekannt.

Meine oben geschilderten Ergebnisse zeigen, dass die erste und älteste Auffassung die richtige ist.

Vergleichen wir die Befunde bei Bandwürmern mit den Ergebnissen, die von Lenhossék, Retzius, Smirnow bei Oligochaeten, Polychaeten, Mollusken erlangt haben, so ergibt sich eine weitgehende Uebereinstimmung zwischen diesen sicher mit einem Epithel ausgestatteten Tieren und den Cestoden. -

Bei den genannten drei Abteilungen findet sich unter dem Epithel ein Nervenplexus, im Epithel liegen zahlreiche baumförmig verästelte, freie Nervenendigungen und spezifische Sinneszellen. Beide stehen entweder mit dem subepithelialen Plexus im Zusammenhange, oder ihre Fasern gehen weiter in die Tiefe. Von den Sinneszellen oder ihren Fasern gehen öfter feine Fäserchen ab, die frei im Epithel enden. Die den Zellkern enthaltende Protoplasmaansammlung der Sinneszellen rückt oft nach unten aus dem Epithelverbande heraus (Polychaeten, Mollusken).

Genau dasselbe zeigen meine Abbildungen für Cestoden.

Ferner möchte ich darauf hinweisen, dass bei Trematoden vielfach, bei Cestoden in einzelnen Fällen einzellige Drüsen beobachtet sind. Das spricht auch für das Vorhandensein eines Epithels, das wir einzellige Drüsen sonst ganz allgemein an ein Epithel gebunden sehen.

Man könnte allerdings noch immer annehmen, dass die Cuticula ein metamorphosiertes Epithel ist und dass die bei anderen Tieren im Epithel liegenden nervösen Endapparate und Drüsen eben der eigentümlichen Umwandlung des Epithels wegen in die Tiefe gerückt sind. Dann wäre die Subcuticularschicht nicht das Epithel, sondern nach wie vor Parenchym.

Die Gründe die gegen die Auffassung der Cuticula als Epithel sprechen sind von Brandes und von Loos eingehend auseinandergesetzt worden. Ich schließe mich denselben vollkommen an und das umso mehr, als ich selbst in einem Falle (*Monostomum mutabile*) nachgewiesen habe, dass die vermeintlichen Kerne keine solchen sind, sondern Endbläschen von Sinneszellen.

Durch dieses Ergebnis bin ich endgiltig dazu bestimmt, alle Beobachtungen über das Vorkommen von Kernen in der Cuticula vorderhand für höchst zweifelhaft zu halten. Ich hatte diese Ansicht schon längere Zeit, da die meisten der betreffenden Angaben etwas unsicher lauten. Etwas anderes ist es mit der Beobachtung von Braun über das Vorkommen von Matrixzellen an der Basis der Haken bei jungen Exemplaren von *Polystomum integerrimum*. Ich habe zwar leider noch keine Gelegenheit gehabt, diesen Punkt selbst zu untersuchen, halte die Deutung Braun's aber für ganz richtig. Die Zellen werden sich als Teile des Epithels herausstellen und die Haken erscheinen danach

als echte cuticulare Gebilde — besonders differenzierte Teile der allgemeinen Cuticula.

Da nun die Cuticula jedenfalls nicht als metamorphosiertes Epithel zu betrachten ist, aber gleichzeitig Organe — Sinneszellen, freie Nervenendigungen, einzellige Drüsen — vorhanden sind, wie wir sie in typischen Epithelien bei Würmern und Mollusken etc. finden, so ergibt sich daraus ohne weiteres, dass die Subcuticularschicht das Epithel ist. Bei Cestoden gewinnt man diese Ansicht sehr leicht, da die Zellen der Subcuticularschicht sehr regelmäßig angeordnet sind. Das schönste Objekt in dieser Beziehung, das ich aus eigener Anschauung kenne, ist *Triaenophorus nodulosus*, bei welchem die Epithelzellen besonders groß und regelmäßig angeordnet sind.

Dieses Objekt war es auch wohl hauptsächlich, welches Zograf auf den richtigen Weg geführt hat. Seine Abbildung (Arch. Zool. exp. gén., vol. X, Taf. XIII, Fig. 2) stellt die Verhältnisse recht gut dar. Die Epithelzellen sondern die Cuticula ab. An Chromsilberpräparaten kann man sich überzeugen, dass sie zwischen den Ringmuskeln hindurch feine Fortsätze nach oben schicken.

Die Gründe nun, die Schneider und die sich ihm anschließenden Forscher dazu bestimmten, die Epithelnatur der Subcuticula zu leugnen, waren: Die Einlagerung von Muskelzellen, Kalkkörperchen, Teilen des Exkretionsapparates. Besonders auch die angenommene vollständige Trennung der Cuticula von den Epithelzellen durch die äußeren Ringmuskeln. Dies ist aber wie eben erwähnt nicht richtig. Auch die Einlagerung der genannten Organe in die Subcuticularschicht gibt keinen Grund gegen die Epithelnatur derselben ab.

Wir wissen, dass bei Regenwürmern Blutgefäße in das Epithel eindringen, dass bei Hirudineen und Gastropoden (Retzius) Muskelfasern in das Epithel eindringen. An den Muskelansätzen am Chitinpanzer der Insekten wird das Epithel oft fast vollständig verdrängt. Dasselbe findet sich bei den Ansätzen der Schließmuskeln an der Schale der Lamellibranchiaten, wovon ich mich an Präparaten, die Herr Jander im hiesigen Institute anfertigte, selbst überzeugte. Ferner ist bekannt, dass Leukocyten in das Epithel einwandern oder dasselbe durchwandern. So darf es also nicht als etwas wunderbares betrachtet werden, wenn auch bei den Cestoden mesodermale Gebilde im Epithel sich finden.

Ich will hier noch anfügen, dass ich zuerst daran dachte, die Sommer-Landois'schen Zellen geradezu als Epithelmuskelzellen zu betrachten, dass ich aber von dieser Auffassung abgekommen bin, weil ich, wie oben mitgeteilt, dieselben Verhältnisse auch bei Turbellarien gefunden habe, wo die Muskelfasern nicht im Epithel liegen.

Dass bei den Cestoden eine Membrana limitans fehlt, ist auch kein Beweis gegen die Epithelnatur der Subcuticularschicht. Retzius macht z. B. darauf aufmerksam, dass das Epithel bei *Arion* nach

unten einer scharfen Grenze entbehrt, und Aehnliches wird sich wohl auch sonst noch finden.

Ja sogar wenn ein direkter Zusammenhang zwischen den Zellen der Subcuticularschicht und den Parenchymzellen nachgewiesen würde, wovon ich übrigens noch nichts gesehen habe, so könnte das nichts gegen meine Ansicht beweisen. Sogar bei Wirbeltieren bestehen solche Zusammenhänge zwischen Epithel- und Bindegewebszellen etc. (conf. Schuberg, Sitzungsber. Würzburg, phys. med. Ges., 1891, 30. Mai und 1893, 25. Febr.).

Gegen die vergleichend histologischen Gründe, die mich bestimmen, die Subcuticularschicht als Epithel zu betrachten, können die aus der Embryonalentwicklung hergenommenen Gegengründe nicht ins Gewicht fallen. Denn strikte nachzuweisen, dass das ganze äußere Epithel abgeworfen wird, dürfte vorderhand schwerfallen. Dass der größte Teil des ektodermalen Epithels verloren geht, kommt auch sonst vor.

Durch den geführten Nachweis, dass die Cestoden ein Epithel besitzen, dass die Cuticula ein Produkt desselben ist und dass im Epithel Nervenendapparate vorkommen, wie wir sie von Chaetopoden und Mollusken kennen, dass endlich, wie bei diesen Tieren ein subepithelialer Nervenplexus vorhanden ist und dadurch, dass für die Trematoden der Nachweis ähnlicher Verhältnisse in sicherer Aussicht steht ist auch die Kluft verschwunden, welche diese Tiere bisher von den übrigen trennte und ist ein weiterer Schritt vorwärts gethan in der Erkenntnis der Einheit in den Grundprinzipien der tierischen Organisation.

Rostock, 21. Oktober 1894.

Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden.

Von Józef Nusbaum in Lemberg.

In der interessanten und wertvollen Arbeit über die „Würmer der Provinz Hannover. I. Fam.: Enchytraeiden“¹⁾ sagt Dr. H. Ude, dass er freischwimmende Blutkörperchen im Blute der Enchytraeiden niemals gesehen hat. Auf Schnitten fand er nur besonders in den herztartigen Anschwellungen häufig eine größere Menge von „Kernen“; dieselben liegen jedoch nicht frei in der Blutflüssigkeit, sondern hängen mit der Gefäßwand zusammen.

Ich kann diese Beobachtung insofern vervollständigen, als ich fand, dass es keine „Kerne“ sind, die mit der Wand des Rückengefäßes zusammenhängen, sondern kernhaltige Zellen mit gutentwickeltem Plasma und mit feinen hie und da sich verzweigenden Ausläufern. Bei einigen Fridericien (z. B. bei *Fridericia Ratzelii*) fand ich im Plasma einiger dieser Zellen viele gelblich-braunliche Pigmentkörnchen ein-

1) Jahresber. d. naturhist. Gesellschaft. Hannover 1892.

taschen betrachten muss. Dieselben sind bei einigen Exemplaren etwas stärker, bei anderen dagegen etwas schwächer entwickelt, manchmal aber nur kaum ausgesprochen (z. B. bei einigen von mir in Skole gefundenen Exemplaren). Der Ausführungsgang der Samentasche ist nur um ein wenig länger als die Tasche selbst und bei seiner Mündung mit einer gestielten Drüse versehen.

Das Tierchen ist sehr zart und durchsichtig.

***Fridericia bichaeta* nov. spec. (subspecies *typica*).**

Ich bezeichne diese neue Form als subspecies *typica* im Gegensatz zu der subspecies *tenuis*, welche der Michaelsen'schen Species *Fr. tenuis*¹⁾ entspricht (s. unten). Zahl der Segmente 50 bis 60, am häufigsten 56, Körperlänge 10 bis 20 mm. Borsten (ohne Nodus) zu je 2 in Bündeln, nur in sehr seltenen Fällen hie und da eine dritte, sehr kleine. Borsten grade gestreckt, nur an der Basis hakig gebogen und ganz ähnlich den Borsten der *Fr. oligosetosa* n. sp. Die Färbung des Körpers grau-weißlich. Clitellum mit sehr vielen, dicht nebeneinander stehenden, vieleckigen Drüsenzellen mit fein granuliertem Plasma.

Das Gehirn, dessen Länge zweimal die Breite übertrifft, ist von hinten fast grade, nur sehr schwach konvex, von vorn stärker konvex, die seitlichen Ränder ein wenig nach vorn konvergierend. Die Speiseröhre geht allmählich in den Darm über. Die Speicheldrüsen sind lang, bandförmig, am hinteren Ende schwach verzweigt. Die Septaldrüsen in der Zahl von 3 Paaren. Das Rückengefäß entspringt hinter dem Clitellum. Das Postseptale des Nephridiums ist $1\frac{1}{2}$ Mal länger als das Anteseptale. Dieses letztere fängt mit einer trichterförmigen Öffnung an. Der Kanal macht schon im Anteseptale Windungen. Der Ausführungsgang entspringt seitlich dicht hinter dem das Anteseptale und Postseptale trennendem Dissepimentum. Das Postseptale wird nach hinten hin etwas breiter. Die Samentrichter sind sehr hell, mit breitem, hellen Saume. Die Länge des Samentrichters übertrifft $1\frac{1}{2}$ Mal seine Breite, das Vas deferens ist sehr lang, stark gewunden, mit einer großen Prostata und stark kegelförmig aufgehobenen äußeren Öffnung versehen.

Die Samentaschen sind kegelförmige, terminal stumpf abgeschnittene und abgerundete, mit der Darmwand verwachsene Säcke. An der Basis ist die Tasche mit 2 ansehnlichen, kugeligen, auf kurzen Stielen sitzenden, bräunlichen Nebentaschen versehen, die außenwärts (nicht nach Innen, gegen den Ausführungsgang) gerichtet sind. Der Rand der Samentasche zwischen den Nebentaschen ist jederseits in 2 kleine abgerundete Läppchen ausgezogen. In der

1) Michaelsen, Ueber Chylusgefäßsysteme bei Enchytraeiden. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXVIII.

Mitte zwischen den beiden Nebentaschen entspringt der die Samentasche $1\frac{1}{2}$ Mal an Länge übertreffender Ausführungsgang, an dessen äußeren Öffnung eine stiellose oder fast stiellose Drüse sich befindet.

Das Tierchen ist sehr zart und durchsichtig; ich fand es an denselben Stellen wie *Fr. oligosetosa* n. sp.

Meine zwei oben beschriebenen neue Arten sind in vielen Hinsichten mit der *Fridericia bisetosa* Lev. verwandt. Alle 3 Arten haben folgende gemeinschaftliche Organisationscharaktere:

- 1) In den Bündeln zu je zwei gleich lange, grade, nur an der Basis hakig gebogene Borsten.
- 2) Die Färbung des Körpers grau-weißlich, durchsichtig.
- 3) Die Länge des Gehirns übertrifft 2 Mal dessen Breite.
- 4) Die Speiseröhre geht allmählich in den Darm über.
- 5) Das Rückengefäß entspringt hinter dem Clitellum.
- 6) Die Lymphkörper (wie überhaupt bei den *Fridericien*) von zweierlei Formen: große elliptische, kernhaltige und kleine, navicellenähnliche.

Daneben existieren aber wichtige Organisationsunterschiede, die ich in der folgenden Tabelle zusammenstelle:

	<i>Frid. bisetosa</i> Lev.	<i>Fr. bichaeta</i> n. sp.	<i>Fr. oligosetosa</i> n. sp.
Zahl der Segmente	50—60	50—60	26—32 (selten 35)
Körperlänge . . .	10—20 mm (nach Ude)	10—20 m	5—10 mm
Gehirn	Hinterrand seicht eingebuchtet, Vorderrand konkav (nach Ude)	Hinterrand sehr schwach konvex, Vorderrand stärker konvex	Hinterrand sehr schwach konvex, Vorderrand stumpfkegelförmig
Speicheldrüsen . .	Lang, bandförmig, am Hinterende schwach verzweigt	Lang, bandförmig, am Hinterende schwach verzweigt	Lang, stark gewunden, am Hinterende nicht verzweigt
Postseptale des Nephridiums	= dem Anteseptale an Länge	Übertrefft an Länge $1\frac{1}{2}$ Mal das Anteseptale	Übertrefft an Länge 3 oder $1\frac{1}{2}$ Mal das Anteseptale
Der Ausführungsgang des Nephridiums entspringt:	Seitlich, vor dem Hinterende des Postseptale (nach Ude)	Seitlich, dicht hinter der dissepimentalen Anheftung	Median am Hinterende des Postseptale
Samenrichter . .	Schwärzlich	Hell	Hell

	<i>Frid. bisetosa</i> Lev.	<i>Fr. bichaeta</i> n. sp.	<i>Fr. oligosetosa</i> n. sp.
Samentasche	Stumpfkegelförmig	Stumpfkegelförmig terminal abgerundet	Kegelförmig terminal zugespitzt
Nebentaschen der Samentasche:	Zwei, keilförmige, nach innen, gegen den Ausführungsgang gerichtet (nach Ude)	Zwei, kugelförmige gestielte, nach außen gerichtet	10 bis 12 sehr kleine, rundliche Ausstülpungen, die als reduzierte Nebentaschen gelten können
Der Ausführungsgang der Samentasche	Ohne eine Drüse an der Mündung	Mit einer stiellozen oder fast stiellozen Drüse an der Mündung	Mit einer auf einem dünnen Stiele sitzenden Drüse

Die Verschiedenheiten im Baue sind also so auffallend, dass es keinem Zweifel unterliegen kann, dass wir mit 3 selbständigen Arten hier zu thun haben.

Was aber die Michaelsen'sche¹⁾ Form *Fridericia tenuis* anbetrifft, so herrscht hier noch Unklarheit. Die Identität in der Körperlänge, in der Gestalt des Gehirns, im Baue der Samentaschen und der Nebentaschen der letzteren spricht dafür, dass die Michaelsen'sche Form und *Fr. bichaeta* n. sp. zu einer Art gehören, man kann jedoch diese Formen nicht identifizieren in Folge dessen, dass der Ausführungsgang des Nephridiums bei meiner Form seitlich hinter der dissepimentalen Anheftung, bei der *Fr. tenuis* aber nach Michaelsen am Hinterende des Postseptale beginnt. Ist diese Angabe Michaelsen's in Betreff der *Fr. tenuis* richtig, so muss man, meiner Ansicht nach, beide Formen mindestens für verschiedene Subspecies einer Art betrachten und zwar:

<i>Frid. bichaeta</i> n. sp. Körperlänge 10—20 mm. Borsten zu 2 in jedem Bündel. Die Samentaschen kegelförmig, terminal mit dem Darne verwachsen, mit 2 kugelförmigen Nebentaschen.	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Postseptale } 1\frac{1}{2} \text{ Mal länger als Anteseptale, der Ausführungsgang entspringt, seitlich hinter der dissepimentalen Anheftung.} \\ \text{Postseptale bis 3 Mal länger als Anteseptale, der Ausführungsgang beginnt am Hinterende des Postseptale.} \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} \text{Subspecies } \textit{typica} \textit{ mihi} \\ \text{Subspecies } \textit{tenuis} \textit{ Michaelsen.} \end{array} \right.$
---	---	--

Es ist auch schwer zu sagen, ob die Vejdovski'sche Art *Enchytraeus Leidigii* (*Fridericia Leydigii* Mich.) mit der *Fr. bisetosa* Lev. nach der Beschreibung Ude's identisch sei. Beide Formen entsprechen sich gänzlich hinsichtlich des Baues der Samentaschen und deren Neben-

1) Michaelsen, Ueber Chyllusgefäßsysteme bei Enchytraeiden. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXVIII.

taschen, sie unterscheiden sich aber hinsichtlich der Länge des Postseptale, welche bei der Vejdovski'schen Art 4 Mal die Länge des Anteseptale übertrifft; außerdem stehen die Borsten bei der Vejdovski'schen Form zu je 2 und zu je 4 in den Bündeln. Ich meine deshalb, dass es zwei verschiedene Species sind. Leider fand ich in der Fauna Galiziens bis jetzt keine Formen, die man mit den *Fr. bisetosa* Lev., *Fr. tenuis* Mich. und *Fr. Leydigii* identifizieren könnte.

Von der *Fridericia bulbosa* Rosa, deren Exemplare ich in der Umgebung von Skole gefunden habe, unterscheiden sich meine beide Arten sehr wesentlich, denn *Fr. bulbosa* besitzt vorn zu 4 ungleiche Borsten in den Bündeln, in der Mitte des Körpers zu 4 oder zu 3 und nur hinten zu 2, Samentaschen ohne Nebentaschen, im Anteseptale keine Kanalwindungen. —

Außer den oben beschriebenen zwei neuen Arten habe ich noch folgende Enchytraeiden in der Umgebung von Lemberg und Skole gefunden: *Fridericia bulbosa* Rosa, *Frid. lobifera* Vejd., *Frid. striata* Lev., *Frid. galba* Hoffm., *Frid. Ratzelii* Eisen, *Enchytraeus Buchholzii* Vejd., *Henlea leptodera* Vejd., *Henlea ventriculosa* d'Udekem, *Mesenchytraeus setosus* Mich. und *Buchholzia appendiculata* Mich. —

Lemberg, 1. Nov. 1894.

Die biologische Litteratur über die Käfer Europas, von 1880 an. Mit Nachträgen aus früherer Zeit und einem Larvenkataloge von Mathias Rupertsberger.

Lin. a./D. und Niederrana 1894. Selbstverlag (Post Mühldorf, Niederösterreich.) 8°. 308 S. Preis 10 Mk.

Die einzelnen Zweige der Zoologie besitzen schon längst systematische Kataloge, um einen Ueberblick über die Synonymie und um die neubeschriebenen Arten ihres Gebietes zu ermöglichen. Auf biologischem Gebiete hat man auf derartige orientierende synoptische Arbeiten, die einen leichten und möglichst vollständigen Einblick in die betreffende Litteratur gewähren, bisher wenig Gewicht gelegt, ohne Zweifel viel zu wenig. Jedermann, der sich mit biologischen Forschungen beschäftigt hat, weiß, wie schwer es oft ist, sich eine gründliche Kenntnis der einschlägigen Litteratur zu verschaffen, und doch kann man nur mit genauer Kenntnis der bereits gewonnenen Resultate zielbewusst und erfolgreich weiterbauen. Und je mehr die Einzelarbeiten auf biologischem Gebiete von Jahr zu Jahr sich häufen, je zahlreicher die Zeitschriften werden, in denen jene Arbeiten sich zerstreut finden, desto nützlicher und unentbehrlicher sind biologische Verzeichnisse, besonders in der Entomologie, wo die Zersplitterung der Litteratur geradezu ungeheuerlich wird.

Rupertsberger hat bereits im Jahre 1880 eine „Biologie der Käfer Europas“ veröffentlicht, die in fachwissenschaftlichen Kreisen

eine vorzügliche Aufnahme fand. Das vorliegende Werk ist eine Fortsetzung und Ergänzung des ersteren. Die vierzehn Jahre seit 1880 haben eine große Bereicherung des Materials mit sich gebracht. Die Zahl der biologischen Publikationen ist auf das Doppelte gestiegen, von 1500 auf 3000, während die Zahl der biologisch beobachteten Käfer-Arten von 1500 auf 2100, und die Zahl der beschriebenen Larven von 1300 auf 1700 Arten angewachsen ist. Bis 1880 war die Zahl der Forscher, die am Ausbau der biologischen Wissenschaft auf diesem Gebiete sich beteiligten, ungefähr 700; jetzt hat sie schon fast 1200 erreicht.

Die Anordnung des Stoffes ist dieselbe wie in der „Biologie“ von 1880. Den ersten Teil bildet ein alphabetisches Autorenverzeichnis mit chronologisch geordneter Reihenfolge der Arbeiten jedes Autors. Der zweite, größere Teil des Werkes umfasst die biologische Litteratur in systematischer Ordnung, wobei der neueste Catalogus Coleopterorum Europae von Heyden, Reitter und Weise zu Grunde gelegt wurde. Bei den einzelnen Arten werden die Namen der betreffenden Autoren, welche biologische Beobachtungen über dieselbe veröffentlicht haben, mit Bezugnahme auf den ersten Teil des Buches, angeführt und überdies die betreffenden Citate nochmals kurz wiederholt. Den dritten Teil bildet der Larvenkatalog, mit Beifügung des Autors, der die Larve zuerst beschrieben, und der Jahreszahl der Publikation¹⁾.

Da das Material zum weitaus größten Teile aus zahllosen entomologischen, forstwirtschaftlichen und anderen Zeitschriften zusammengesucht werden musste, ist die Arbeit des Verfassers um so wertvoller und verdienstlicher und wird ihm sicher den schuldigen Dank seiner Fachgenossen eintragen für die große Mühe, die er auf dieselbe verwendet hat. Dass sie nicht auf absolute Vollständigkeit Anspruch macht und noch manches nachzutragen sein wird, liegt in der Natur der Sache, zumal es in manchen Fällen schwer sein dürfte zu entscheiden, ob eine Arbeit noch zu den „biologischen“ zu rechnen ist oder nicht.

Wasmann.

Nachtrag zur Notiz von Schimkewitsch über die exkretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer.

Unter den Weingeistexemplaren von *Rhynchonella psittacea*, die ich besitze, habe ich eines gefunden, welches 2 Wochen lang in einer Seewasserlösung von Indigokarmin lebte. Die Körnchen, welche die Zellen der Leberanhänge überfüllen, sind intensiv tingiert. Die Basis dieser Zellen jedoch ist von Körnchen gänzlich frei. Es besitzt somit die Leber der Brachiopoden die Fähigkeit Farben zurückzuhalten.

1) Da die von L. v. Heyden 1877 beschriebene Larve von *Lomechusa strumosa* zweifelhaft ist, wäre S. 280 Nr. 91 auch J. Sahlberg 1883 beizufügen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band

15. Januar 1895.

Nr. 2.

Inhalt: **Möbius**, Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen (Schluss).
— **Haecke**, Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen. — **Loew**, Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands. — **Boas**, Lehrbuch der Zoologie für Studierende und Lehrer. — **v. Hanstein**, Entgegnung.

Ueber einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen.

Von **M. Möbius** in Frankfurt a. M.

(Schluss.)

3) *Ranunculus divaricatus*. Am 25. Sept. wurde ein 15,5 cm langer Spross ins Dunkle gesetzt und streckte sich hier bis zum 1. Okt. auf 17,5 cm, also um fast 13% seiner ursprünglichen Länge. Die verlängerten Internodien bekamen dabei eine fast weiße Farbe, wurden aber, nachdem der Spross einen Tag am Licht gestanden hatte, wieder grün. Die Blätter stehen bei den Pflanzen an ihrem natürlichen Standort so, dass sich die Zipfel in einer der Wasseroberfläche parallelen Ebene ausbreiten. Bei dem in den Glaszylinder gesetzten Spross nahmen sie keine bestimmte Richtung ein, einige schlugen nach wenigen Tagen in der Dunkelheit den oberen Teil an der oberen Scheidegrenze abwärts; da dies aber nur vereinzelt geschah, so ist hierin wohl keine besondere Wirkung der Verdunklung zu sehen.

4) *Najas major*. In derselben Zeit wie *Ranunculus* wurde auch ein Spross von *Najas major* ins Dunkle gesetzt, ohne dass nach Ablauf dieser Zeit eine Veränderung in seinem Aussehen zu bemerken gewesen wäre.

5) *Calomba spec.* Ein Spross dieser Pflanze, an welchem nur Wasserblätter entwickelt waren, wurde vom 12.—24. Sept. im Dunkeln gehalten. Er veränderte sein Aussehen während dieser Zeit nicht und nahm nur sehr wenig an Länge zu, nämlich von 11,7 auf 12 cm.

6) *Elodea canadensis*. Am 20. August wurde von dieser Pflanze ein Spross H am Licht aufgestellt, ein anderer D in den dunklen Schrank gebracht, die Aenderungen ihrer Länge zeigt folgende kleine Tabelle.

	H	D		H	D
20. Aug.	11,0 cm	10,8 cm	25. Aug.	13,2 cm	15,5 cm
21. "	11,5 "	12 "	27. "	13,5 "	15,5 "
22. "	11,7 "	13,5 "	28. "	14,0 "	15,7 "
23. "	12,0 "	14,3 "	29. "	14,0 "	16,0 "
24. "	12,5 "	15,0 "	30. "	14,5 "	16,0 "

D hat sich also in 10 Tagen um 5,2 cm oder 49%, H in derselben Zeit um 3,5 cm oder 31%, seiner ursprünglichen Länge gestreckt. Die Verlängerung beruht bei D, wie bei den verdunkelten Exemplaren von *Ceratophyllum*, auf einer nachträglichen Streckung der Internodien, welche aber, auf eine größere Anzahl kleinerer Abschnitte verteilt, nicht so auffällig wird, wie bei jener Pflanze. Gegen das Ende der Versuchszeit, verlangsamt sich die Streckung, um dann ganz stillzustehen, wenn die vorhandenen plastischen Stoffe in der Pflanze aufgebraucht sind; ein Spitzenwachstum findet vermutlich gar nicht statt. Bei H dagegen kann natürlich ein wirklicher Zuwachs auch von der Spitze aus erfolgen und so findet dort fortgesetzt eine Verlängerung statt, wenn auch langsamer als die anfängliche, durch die Dunkelheit hervorgerufene Streckung. Noch besser zeigt dies folgende Tabelle, in welcher die Zunahme, vielleicht in Folge der späteren und kühleren Jahreszeit, bei den Dunkel-exemplaren überhaupt eine geringere ist.

	H	D		H	D
17. Sept.	15,0 cm	16,0 cm	25. Sept.	20,0 cm	21,2 cm
18. "	15,5 "	16,6 "	26. "	20,5 "	21,5 "
19. "	15,8 "	17,7 "	27. "	21,0 "	22,0 "
20. "	16,6 "	18,8 "	28. "	22,0 "	22,5 "
21. "	17,5 "	19,6 "	29. "	22,0 "	22,5 "
24. "	19,2 "	21,0 "	1. Okt.	22,4 "	23,5 "

Das Exemplar H hat sich also während der ganzen Zeit, 14 Tagen, um 7,4 cm oder 50%, D um 7,5 cm oder 47%, seiner ursprünglichen Länge gestreckt, allein während H in den ersten 4 Tagen nur um 16,6% gewachsen ist, hat D in dieser Zeit um 22,5% zugenommen; dagegen ist in dem folgenden Abschnitt, vom 24. Sept. an, die Zunahme bei H größer, nämlich über 16% gegen 12% bei D, bei welchem jetzt das Material jedenfalls erschöpft war. Dadurch kommt es auch, dass die Zunahme für die ganze Zeit bei H größer ausgefallen ist, als bei D. Es wäre gut gewesen, bei diesen Untersuchungen durch genauere Messungen festzustellen, welchen Anteil an der Zunahme das Spitzenwachstum und welchen die nachträgliche Streckung der Internodien

hat: da ich die physiologischen Versuche mit Wasserpflanzen wieder aufzunehmen gedenke, so kann ich vielleicht auch hierzu später Ergänzungen liefern. Vorläufig können wir nur feststellen, dass *Elodea* in ähnlicher Weise wie *Ceratophyllum* durch die Dunkelheit zu einer nachträglichen ziemlich bedeutenden Streckung der ausgebildeten Internodien veranlasst wird. Dagegen zeigt *Elodea* keine Aenderung in der Stellung der Blätter. In welcher Weise das Wachstum der Wurzeln von Licht und Dunkelheit beeinflusst wird, wollen wir in einem besonderen Abschnitt untersuchen.

7) *Hippuris vulgaris* ist zwar keine eigentliche Wasserpflanze, wächst aber doch oft mit ihrem unteren Teil im Wasser und erinnert durch ihre wirtelig stehenden Blätter im Habitus an *Elodea*, *Ceratophyllum* und *Myriophyllum*. Ich stellte einige Exemplare — in kleinen Flaschen mit engem Hals — so auf, dass die unteren, mit Wurzeln versehenen Teile, in Wasser waren. Das vom 4.—10. Sept. am Licht beobachtete Exemplar wuchs in dieser Zeit um etwas über 4% seiner ursprünglichen Länge (von 30,5 auf 31,8 cm), das in der gleichen Zeit im Dunkeln gehaltene streckte sich um fast 7% (von 33,5 auf 35,8 cm). Wenn an der Verlängerung im Dunkeln eine nachträgliche Streckung der ausgebildeten Internodien beteiligt ist, so ist diese doch zu gering, um mit groben Maßstäben gemessen zu werden: es erfolgt hier vielmehr ein Zuwachs von der Spitze aus, wie man an dem Schlankerwerden der Endknospe bemerken kann. Eine Veränderung in der Lage der Blätter tritt bei *Hippuris* im Dunkeln nicht ein.

Von den von mir bisher untersuchten Wasserpflanzen zeigen also nur *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* die Eigentümlichkeit, im Dunkeln ihre Blätter zurückzuschlagen, während sich die andere Eigentümlichkeit dieser Pflanzen, die nachträgliche Streckung der Internodien, resp. der Zellen auch bei *Elodea* findet. In der Litteratur habe ich nichts gefunden, was darauf hinweist, dass solche Beobachtungen an diesen und ähnlichen Pflanzen schon gemacht worden sind; ich führe aber hier die Beobachtungen an *Callitriche* und *Chara* an, welche mit den vorhergehenden zu vergleichen von Interesse ist.

Callitriche autumnalis ist von Frank¹⁾ untersucht worden. Er versetzte submers gehaltene und normal entwickelte Individuen in dauernde Dunkelheit ohne sonst etwas zu ändern. Hier blieben sie länger als eine Woche, ohne dass die Blätter eine andere Richtung annahmen. Ob eine Streckung des Stengels eintrat, wird nicht gesagt. Während nun durch die Dunkelheit eine Aenderung in der Lage der Blätter nicht stattfand, so wurde eine solche hervorgerufen durch die

1) Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, S. 82.

Trockenheit und zwar in äußerlich ganz analoger Weise wie bei *Ceratophyllum* durch die Verdunkelung. Frank, der die Abwärtsneigung durch die Wirkung des positiven Geotropismus erklärt, schildert sie folgendermaßen: „Wenn der Wasserspiegel soweit sinkt, dass die aufstrebenden Endstücke der Stengel von *Callitriche* frei in die Luft stehen, so bleiben die Blätter nicht in der bisherigen nahezu horizontalen Lage, sondern richten sich meist in sehr auffälliger Weise steil abwärts. Die Krümmung erfolgt vorwiegend an der Basis des Blattes, und zwar derart, dass die morphologische Oberseite konvex wird. Das Blatt legt sich also rückwärts dem Stengel an, wenn dieser ungefähr senkrecht steht“. Die Beobachtungen von Frank an schiefen oder horizontal wachsenden Stengeln von *Callitriche*, deren Blätter sich auch senkrecht abwärts biegen, so wie die anderen Versuche scheinen mir hinlänglich zu beweisen, dass es sich bei dieser Stellungsänderung der Blätter um positiven Geotropismus handelt und dass diese Erscheinung mit der an den aufrechten *Ceratophyllum*-Sprossen nur eine äußere Ähnlichkeit, aber keine wirkliche Uebereinstimmung besitzt. Ich habe deswegen auch keine eigenen Versuche mit *Callitriche* angestellt und erwähne nur noch, dass Frank in dem Zurückschlagen der Blätter unter den angeführten Umständen ein Schutzmittel gegen die Austrocknung erblickt.

Chara. Sachs erwähnt¹⁾, dass Dutrochet Charen im dunkeln Raum wachsen ließ und dass er fand, dass die Plasmabewegung bei ihnen am 24. oder 26. Tage aufhörte, indem sie vergeilten. Ich habe diese Arbeit von Dutrochet²⁾ nicht nachsehen können, aber Meyen bespricht sie in seiner von Sachs am gleichen Ort zitierten Pflanzenphysiologie³⁾ und fügt hinzu: „Mit der Bleichsucht der Charen hat es indessen eine eigene Bewandnis, welche darin besteht, dass sich die Zellen der äußeren Haut ablösen und nur der innere zarte Schlauch, welcher bei *Chara vulgaris* nur sehr wenige kleine grüne Kügelchen auf der inneren Fläche aufzuweisen hat, zurückbleibt und ein bleiches Ansehen zeigt. Die Endglieder dieser Charen sind jedoch noch immer ebenso schön grün, als die frischen Pflanzen, wenn sie auch noch so lange im Dunkeln standen; die Bewegung in ihren Schläuchen hört auch nur mit dem Tode der Pflanze auf“. Da eine auffallende Aenderung in der Lage der Blätter, wenn sie im Dunkeln einträte, an dieser Stelle gewiss mit erwähnt worden wäre, so wirkt die Dunkelheit bei *Chara* offenbar nicht in dieser Weise ein. Mir stand von Characeen kein geeignetes Material zur Verfügung und ich verspare mir eine

1) In seiner Abhandlung über den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, Seite 183.

2) Sie findet sich in den Comptes rendus. Paris 1837.

3) Bd. II S. 223.

Untersuchung über ihr Verhalten im Dunkeln auf ein anderes Mal. In letzter Zeit (Flora 1894) hat J. Richter Untersuchungen über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse veröffentlicht, er erwähnt aber nicht, wie sich die Pflanzen bei längerem Aufenthalt im dunklen Raum verhalten.

III. Der Einfluss des Lichtes auf die Wurzelbildung bei *Elodea*.

Im vorhergehenden Kapitel wurden einige Beobachtungen über das Verhalten von *Elodea canadensis* in der Dunkelheit mitgeteilt. Es fiel mir nun besonders auf, dass die im Dunkeln gehaltenen Exemplare fast ganz wurzellos blieben, dass aber an den zum Vergleich im Licht aufgestellten Pflanzen eine reichliche Bildung und ein starkes Wachstum der Wurzeln stattfand. Von den beiden Pflanzen, auf welche sich die erste Tabelle (S. 34) bezieht, zeigte D am Anfang und am Ende des Versuchs gar keine Wurzeln; an H war bei Beginn des Versuchs nur eine kleine Wurzelanlage sichtbar, die am 3. Tage schon zu einer 1 cm langen Wurzel herangewachsen war. Im weiteren Verlauf des Versuchs bildeten sich auch an anderen Knoten und zwar immer an denen, an welchen auch Seitenknospen entsprangen, Wurzeln. Nach 14 Tagen besaßen die Pflanzen 4 Wurzeln, die 6, 9,5, 10 und 12 cm lang waren, es waren also im Ganzen 37,5 cm Wurzel an dem bei Abschluss des Versuchs 15 cm langen Spross entstanden.

Die beiden anderen Pflanzen, auf welche sich die zweite Tabelle (S. 34) bezieht, zeigten zu Beginn des Versuchs noch keine Wurzelanlagen. D blieb bis zum Ende des Versuchs wurzellos, bei H dagegen wurden schon am 4. Tage mehrere Wurzelanlagen sichtbar, wiederum an den mit Seitenknospen versehenen Knoten, am nächsten Tag entstand noch eine über den anderen. Das Wachstum der von unten nach oben mit *a—e* bezeichneten Wurzeln vom 21. Sept. an zeigt folgende Tabelle:

	Wurzel <i>a</i>	Wurzel <i>b</i>	Wurzel <i>c</i>	Wurzel <i>d</i>	Wurzel <i>e</i>
21. Sept.	0,1 cm	0,4 cm	0,3 cm	0,25 cm	0,1 cm
24. "	0,15 "	4,5 "	5,0 "	3,5 "	1,7 "
25. "	stirbt	5,0 "	7,8 "	5,6 "	4,3 "
26. "	ab	5,7 "	9,5 "	7,0 "	7,2 "
27. "		6,0 "	10,5 "	7,4 "	9,2 "
28. "		6,3 "	11,5 "	7,4 "	10,2 "
29. "		stirbt	wird ge-	7,6 "	10,7 "
1. Okt.		ab	knickt	7,6 "	10,7 "

Hinzuzufügen ist nur noch, dass am 29. Sept. eine neue 5 mm lange Wurzel 6 cm unter der Endknospe bemerkt wurde, die am 1. Okt. sich auf 2 cm verlängert hatte, und dass am 28. Sept. neben *d* eine

neue 3 mm lange Wurzel erschien, die am 1. Okt. 5 mm maß. Der am Ende des Versuchs 22,4 cm lange Spross hat also in 10 Tagen 38,5 cm Wurzel gebildet.

Das Ausbleiben der Wurzelbildung an den Dunkel-exemplaren kann seinen Grund nicht nur in dem durch die unterbleibende Assimilation entstehenden Mangel an nötigen Baustoffen haben, denn die Streckung der Internodien beansprucht doch auch eine gewisse Menge derselben. Es kommt also darauf an, in welcher Weise die Dunkelheit einen Reiz auf die Pflanze ausübt: wie wir aber sehen, wird die Pflanze durch die Dunkelheit zur Streckung der Internodien veranlasst, wobei die noch vorrätigen plastischen Stoffe verbraucht werden (wie die mikroskopische Untersuchung ergibt) und für die Wurzelbildung nichts übrig bleibt; es wäre aber auch der umgekehrte Fall denkbar, nämlich ein stärkerer Reiz zur Bildung von Wurzeln, dann würden wir wenigstens die Anlagen derselben entstehen sehen, wobei für die Streckung der Internodien kein Material übrig bliebe.

Andrerseits wird bei der oben angegebenen Begründung nicht erklärt, warum am Licht die Substanzen zur Wurzelbildung und nicht zur Vergrößerung der Sprosse verwendet werden. Es muss also wirklich die Pflanze zu dieser reichen Bewurzelung durch die Beleuchtung veranlasst werden, wie auch aus den folgenden Beobachtungen und Versuchen hervorgeht.

An den *Elodea*-Pflanzen, welche in einem hölzernen, mit Wasser gefüllten und frei im Garten der Sonne ausgesetzten Kübel sehr gut gedeihen, findet man nur spärliche Wurzeln und diese immer nur an den älteren Teilen. Den Pflanzen fehlt es zwar nicht an Licht, aber dieses fällt nur von oben ein und da sie ein dichtes Gewirr bilden, so beschatten sie sich auch gegenseitig. Uebereinstimmend mit dem, was diese Beobachtung zeigt, ist das Ergebnis eines einfachen Versuches: ein Spross von *Elodea* wird in ein Glas ans Fenster gesetzt, das Glas aber mit einem Pappmantel umgeben, so dass nur von oben Licht einfällt. Der Spross wächst dabei ganz normal wie folgende Tabelle zeigt:

29. Sept.	15,0 cm	4. Okt.	17,5 cm
1. Okt.	15,8 "	5. "	18,3 "
2. "	16,5 "	6. "	19,0 "
3. "	17,0 "	8. "	20,4 "

An diesem Spross ist am 1. Okt. eine 2 mm lange Wurzel sichtbar, die sich bis zum 8. Okt. nur auf 14 mm verlängert, eine zweite am 2. Okt. auftretende Wurzel wird bis zum Ende dieses Versuches nur 4 mm lang¹⁾; es werden also im Ganzen noch keine 2 cm Wurzel

1) Nachdem am 9. Okt. die Hülle entfernt ist, wächst der Spross am Licht weiter, erreicht am 22. Okt. die Länge von 23,7 cm und besitzt dabei 4 Wurzeln, welche 0,5; 1,0; 3,0; 6,8 cm messen.

gebildet gegen 38 cm an einem ungefähr ebenso langen ganz belichteten Spross. Hier kann nun auch ganz sicher kein Mangel an Nährmaterial Schuld daran sein, denn die mikroskopische Untersuchung der Blätter am 8. Okt. ergibt, dass jedes Chlorophyllkorn einen deutlichen Stärkeeinschluss besitzt. Es scheint mir dadurch nachgewiesen zu sein, dass eine gleichmäßige Beleuchtung des ganzen Sprosses denselben zur Wurzelbildung anreizt und es frägt sich nur noch, wie wir uns dies zu erklären haben.

Da die Wurzeln von *Elodea* nur als Befestigungsorgane dienen und den Sprossen das Wasser und die darin gelösten Salze direkt aus dem umgebenden Medium zugeführt werden, so kann man nicht annehmen, dass eine durch die stärkere Beleuchtung vermehrte Assimilationsthätigkeit der Blätter für eine entsprechend reichere Wasserzufuhr der stärkeren Wurzelbildung bedürfe. Es lässt sich auch kein Grund dafür angeben, dass das Licht direkt an den Knoten das Entstehen der Wurzeln veranlasse, und es wäre nicht einzusehen, warum dann die Wurzeln nur an den die Seitensprosse tragenden Knoten entspringen. Wir werden also die beste Erklärung darin finden, dass unter dem Einfluss des Lichtes bei der Assimilation in den Blättern die Entstehung von wurzelbildenden Stoffen begünstigt wird: indem nun an den Knoten mit Seitensprossen eine starke Zufuhr solcher Stoffe aus den Blättern der letzteren erfolgt, entstehen auch die Wurzeln gerade an diesen Stellen. Die Anschauung von Sachs, dass bei der Erzeugung organischer Substanz besondere Stoffe für Blätter, Blüten, Wurzeln u. s. w. entstehen, bewährt sich eben in vielen Fällen und erleichtert uns das Verständnis so mancher Erscheinung in der Organbildung der Pflanze, worauf ich auch in meiner Arbeit über das Blühen der Pflanzen hingedeutet habe¹⁾.

Mag man nun auch die Sache anders zu erklären versuchen, so bleibt es doch jedenfalls eine interessante Beobachtung, dass bei *Elodea* das Licht günstig für die Entstehung von Wurzeln ist, da wir für Landpflanzen meistens finden, dass dieser Vorgang gerade von der Dunkelheit begünstigt wird. Hierbei ist nicht zu vergessen, dass es sich bei den Landpflanzen um solche Verhältnisse handelt, in denen die assimilierenden Organe dem vollen Licht ausgesetzt werden können, während zu gleicher Zeit die Orte, wo die Wurzeln entstehen, verdunkelt werden können, was bei *Elodea* nicht wohl möglich ist. Dass in solchen Fällen die Wurzeln im Dunkeln stärker wachsen als am Licht, ergeben die Versuche von Wiesner, Vöchting, F. Darwin und H. Müller-Thurgau an verschiedenen Landpflanzen.

Wenn aber an völlig etiolierten Keimpflanzen von *Phaseolus*, *Vicia faba*, an den Knollentrieben von *Helianthus tuberosus*, wie Sachs in seiner oben zitierten Arbeit angibt und gewiss jeder schon beobachtet

1) Siehe diese Zeitschrift Bd. XII S. 673.

hat, oft hoch über der Erde zahlreiche Adventivwurzeln zum Vorschein kommen, an Keimlingen, die dem Tageslicht ausgesetzt sind, dagegen nicht, so steht dies Verhalten in einem direkten Gegensatz zu dem von *Elodea*. Bei dieser Pflanze sehen wir, dass am Licht die Wurzel näher an der Spitze entstehen und dass gerade die obersten Wurzeln am stärksten wachsen (conf. Tabelle S. 37). Das schnellste Wachstum, das ich an diesen Wurzeln beobachtet habe, ist eine Verlängerung um 4 cm von einem Tag zum andern. Ein reichliches und rasches Wachstum der Wurzeln am Licht zeigen auch die Sprosse von *Myriophyllum proserpinacoides*, an denen aber keine Messungen angestellt worden sind. Vielleicht wird überhaupt bei den Wasserpflanzen, im Gegensatz zu den Landpflanzen, die Entstehung der wurzelbildenden Stoffe in den Blättern durch die Beleuchtung begünstigt.

IV. Schlussbemerkungen.

Im Vorhergehenden haben wir einige Erscheinungen an Wasserpflanzen kennen gelernt, die sämtlich zu den Reizwirkungen von Licht und Dunkelheit gerechnet werden können. Aber nur teilweise stimmen sie mit denjenigen überein, die wir an anderen Pflanzen beobachten, während sie teilweise ganz eigentümlicher Natur sind. Zu den heliotropischen Richtungsbewegungen gehören die schwach positiv heliotropischen Krümmungen, welche die Seitenzweige und Blätter von *Ceratophyllum* ausführen. Dem Etiolement können wir anreihen die in der Dunkelheit erfolgende Streckung der Internodien von *Ceratophyllum*, *Myriophyllum* und *Elodea*, allein wie schon oben angedeutet wurde, besteht doch ein wesentlicher Unterschied zwischen dieser nachträglichen Streckung der ausgebildeten Stengelteile und dem abnormen Längenwachstum der austreibenden Glieder bei den etiolierten Landpflanzen. Während wir ferner einsehen, dass die Verlängerung der etiolierten Glieder bei den festgewurzelten Pflanzen zu dem Zwecke erworben wurde, damit sie möglichst schnell mit der Spitze an das Licht gelangen, so können wir in der Streckung der frei flottierenden *Ceratophyllum*-Sprosse eine solche Zweckmäßigkeit nicht erkennen. Was die günstige Einwirkung des Lichtes auf Anlage und Wachstum der Wurzeln bei *Elodea* betrifft, so haben wir hier zwar, insofern es sich um Wurzeln handelt, eine Ausnahme vor uns, die Erscheinung würde aber doch zu denen gehören, welche bereits Sachs in seiner Abhandlung über den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung der Pflanzenorgane zusammengestellt hat. Die anderen Erscheinungen, nämlich diejenigen, welche zur Dunkelstellung der *Ceratophyllum*-Sprosse führen, lassen sich nicht in eine der Gruppen bringen, in die wir die Richtungsbewegungen der Pflanzen einteilen. Den nyctitropischen schließen sie sich insofern an, als sie durch Dunkelheit veranlasst werden und die Richtung der Bewegung von

der Richtung der Mutteraxe abhängt. Allein die Sache wird hier noch komplizierter dadurch, dass die Orientierung der Mutteraxe zur Wirkungsrichtung der Schwerkraft dabei von Einfluss ist, wie dies im dritten Abschnitt des ersten Kapitels erörtert wurde.

Dass die hier mitgeteilten Beobachtungen noch recht unvollständig sind und dass im engen Anschluss an die hier behandelten Erscheinungen noch weitere Fragen sich dem Studium darbieten, ist mir wohl bewusst, allein Mangel an Material und die Ungunst der fortgeschrittenen Jahreszeit veranlasst mich, die Fortsetzung meiner Untersuchungen an Wasserpflanzen auf eine geeignetere Zeit zu verschieben. Indem ich mir also diesen Gegenstand vorbehalte, veröffentliche ich hier nur die Anfangsergebnisse meiner Beobachtungen über denselben.

Zum Schluss erlaube ich mir noch einige allgemeinere Bemerkungen. In den oben besprochenen Erscheinungen an Wasserpflanzen haben wir echte Reizvorgänge vor uns, d. h. Äußerungen der Lebensthätigkeit eines Protoplasmas, welches eine wirkliche Empfindung für den Reiz besitzt. Diese Empfindlichkeit des pflanzlichen Protoplasmas ist ein den psychischen Vorgängen im tierischen und menschlichen Organismus analoger und ist als das Charakteristikum der Reizerscheinung zu betrachten. Ich kann mich deshalb nicht der Anschauung von Pfeffer¹⁾ anschließen, welcher glaubt den Reizbegriff damit, dass er ihn als einen Spezialfall der Auslösung auffasst, auf rein mechanischen Boden gestellt zu haben, und welcher es für zulässig hält, die rein mechanischen Auslösungen den Reizvorgängen zuzuzählen.

Allerdings wird in der Physiologie das Nervensystem als der Auslösungsapparat für die Thätigkeit der Muskeln angesehen und bereits R. Mayer hat den Begriff der Auslösung auf diese Erscheinungen übertragen als er ihn in der Physik einführte²⁾; allein dort ist der Begriff eben auch nur in einem übertragenen Sinne anwendbar. Dagegen den Reizbegriff auf Vorgänge zu übertragen, die rein mechanisch ausgeführt werden, ohne dass dabei eine Empfindung des lebenden Protoplasmas eine Rolle spielt, heißt den Begriff vollständig seines Sinnes berauben, ebenso als wenn man von lebendig in der anorganischen Welt sprechen wollte. Da wir nun in der Pflanzenwelt beiderlei Erscheinungen beobachten, so dürfte es zweckmäßiger sein, die Bezeichnung Auslösung auf diejenigen zu beschränken, welche rein mechanischer Art sind, und unter Reizvorgängen nur die zu verstehen, zu denen ein reizempfindendes Protoplasma notwendig ist.

Eigentliche, d. h. rein mechanische Auslösungen sind die Bewegungsöffnungen der Blüten, Früchte und Sporenbehälter, bei denen die Spannungen, welche entweder an turgeszenten lebenden Organen oder, durch Wachstum vorbereitet, an toten Membranen bestehen, wirklich in Be-

1) Die Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig 1893.

2) conf. Rosenberger, Geschichte der Physik, 3. Bd., S. 350 u. 351.

wegung umgesetzt werden, indem Berührung oder Aenderung in der Feuchtigkeit der Atmosphäre als Auslösungsmittel fungiert. Wir haben hier das, was den Auslösungsvorgang kennzeichnet, nämlich Umwandlung einer Kraftform in eine andere, der Spannung in die Bewegung; die Spannung hört auf zu sein, wenn sie in Bewegung umgesetzt ist, ganz entsprechend dem Vorgang, bei welchem in einer Maschine Wärme in Arbeit umgesetzt wird. Die Auslösung ist der Umstand, der die Umsetzung bewirkt, der also die Ursache ist für den Uebergang einer Ursache in die Wirkung, und das ist hier wieder ein einfacher mechanischer Vorgang, z. B. der geringe durch eine Berührung entstehende Druck oder die Wasserentziehung: auf die Lebenshätigkeit des Plasmas kommt es bei der ganzen Geschichte nicht an.

Betrachten wir jetzt aber das, was bei Reizwirkungen vor sich geht und nehmen wir als Beispiel die geotropischen und heliotropischen Krümmungen. In den betreffenden Organen hat das Protoplasma eine Empfindung für die Richtung, in der die Lichtstrahlen einfallen oder für die Wirkungsrichtung der Schwerkraft und reguliert nun dementsprechend das Wachstum, so dass es auf der einen Seite stärker ist als auf der anderen, wenn das Organ noch nicht in der Richtung der Lichtstrahlen oder der Schwerkraft steht. Wir können hier nicht davon sprechen, dass Licht oder Schwerkraft in Wachstum umgesetzt werden und dass das Protoplasma die Ursache dieser Umsetzung ist, außer wenn wir dies in einem ganz anderen Sinne thun als er den Begriffen nach physikalischer Auffassung zukommt. Jedenfalls ist es klar, dass das Aufspringen der reifen Früchte von *Impatiens* durch Berührung und die geotropische Abwärtskrümmung einer Keimwurzel zwei ganz heterogene Vorgänge sind. Der erstere ist ein Auslösungsprozess, der physikalisch zu erklären ist, der andere ist ein Reizvorgang, bei welchem dies nicht möglich ist. Dies letztere zu betonen, ist hier meine eigentliche Absicht, denn dass ein Unterschied zwischen den beiden Vorgängen bestehe, leugnet Niemand und Pfeffer selbst sagt, dass er jene ausgelösten Aktionen nicht zu den Reizvorgängen zählen möchte¹⁾. Ich aber möchte auch die letzteren nicht zu den Auslösungen rechnen, denn diese sind für mich rein physikalische Vorgänge, der Reizbegriff dagegen kann meiner Ansicht nach überhaupt nicht auf rein mechanischen Boden gestellt werden.

Es bleibt nichts anderes übrig, als dass wir zugestehen, nichts darüber zu wissen, wie das pflanzliche Protoplasma einen Reiz empfindet und wie es geschieht, dass auf diese Reizung eine Aenderung

1) Dagegen sagt er (S. 29 seiner oben zitierten Abhandlung), dass die Perzeption des Reizes auch nicht lebendigen Organtheilen zufallen könne. Dies bezeichnet am besten den Unterschied zwischen dem Standpunkt dieses Autors und dem meinigen, von welchem aus es unmöglich ist, dass andere Organteile als lebendiges Protoplasma den Reiz perzipieren.

im Wachstum oder im Turgor oder in den chemischen Umsetzungen folgt. Dass übrigens auch andere Physiologen der von mir hier vertretenen Ansicht sind, zeigt z. B. Frank, der bereits in seiner oben zitierten, 1872 erschienenen Arbeit über die Wasserpflanzen auf demselben Standpunkt steht, wie in seinem 20 Jahre später herausgegebenen Lehrbuch, wo er (Bd. I S. 449) es für ein völlig aussichtsloses Bemühen erklärt, welches sich manche Forscher gegeben haben, die Reizbewegungen einfach physikalisch erklären zu wollen.

Es sind eben die Reizerscheinungen diejenigen Vorgänge, welche dem Reiche der Organismen eigentümlich sind und es von dem der unbelebten Naturkörper unterscheiden. Bei den letzteren wirkt die Kausalität nur als Ursache im engsten Sinne, d. h. diese Form der Kausalität ist dadurch charakterisiert, dass der Grad der Wirkung dem Grade der Ursache genau angemessen ist, und Wirkung und Gegenwirkung einander gleich sind. Bei den Pflanzen tritt die Kausalität nicht nur als Ursache im engsten Sinne, sondern auch als Reiz auf, bei welchem die oben angegebenen Regeln nicht gelten. Bei den Tieren kommt als dritte Form der Kausalität das Motiv hinzu¹⁾. Die Grenze zwischen den Pflanzen und Tieren ist bekanntlich eine schwankende, aber die Grenze zwischen den belebten und den unbelebten Naturkörpern ist eine so scharfe, dass ein Uebergang nicht einmal denkbar ist. Es gibt nun unbestreitbar Erscheinungen, die dem Lebendigen eigentümlich sind, ihm allein zukommen; für diese Erscheinungen gibt es bestimmte Gesetze, und da wir den Bewegungen der Materie, welche nach bestimmten Gesetzen verlaufen, eine Kraft zu Grunde legen, so ist kein Grund ersichtlich, warum wir nicht von Lebenskraft sprechen sollen²⁾. In diesem Sinne sagt auch ein Pflanzenphysiolog, der das Pflanzenleben mit einem so tiefen Verständnisse wie wenig Andere aufgefasst hat, Kerner von Marilaun, in seinem ausgezeichneten Werke (Das Pflanzenleben, Bd. I, S. 49): „Ich nehme keinen Anstand, diese mit den andern nicht zu identifizierende Naturkraft, deren unmittelbares Angriffsobjekt das Protoplasma ist, und deren eigentümliche Wirkungen wir das Leben nennen, wieder als Lebenskraft zu bezeichnen“.

Dabei soll Lebenskraft nicht nur ein anderer Ausdruck für Reizbarkeit sein, sondern ihr schreiben wir auch die ohne Reiz sich abspielenden morphologischen Ausgestaltungen des Pflanzenkörpers zu. Wir können also sagen, dass sich die Lebenskraft äußert als Gestalt-

1) Man vergleiche die Darstellung dieser 3 Formen der Kausalität in Schopenhauers Preisschrift über die Freiheit des Willens, III. Kapitel.

2) „Als einzelne Arten der Lebenskraft sind die Assimilationskraft, die Reproduktionskraft u. a. zu betrachten, Kräfte, von denen Manche reden, die das Wort Lebenskraft ängstlich vermeiden“. J. Paul, Ueber die drei Wege des Denkens, S. 25 (Leipzig 1891).

tungstrieb und als Reizbarkeit. Während der Gestaltungstrieb ganz selbständig wirkt, sind zum Hervorbringen einer Reizerscheinung immer zwei Faktoren notwendig: die Lebenskraft des Protoplasmas und ein äußeres Agens. Wollen wir aber bei der Erklärung des Reizbegriffes nicht den Ausdruck Lebenskraft gebrauchen, so können wir sagen: Reiz ist diejenige Einwirkung eines äußeren Agens auf das lebendige Protoplasma, durch welche in diesem nur eine Empfindung hervorgerufen wird; Reizwirkung ist die infolge der Empfindung von dem Plasma bewirkte Bewegung, die immer eine Bewegung kleinster Theilchen ist, sich aber auch als sichtbare Massenbewegung äußern kann.

Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen.

Von Wilhelm Haacke.

Die Diskussion über Vererbung und Entwicklungsmechanik dreht sich gegenwärtig um die beiden Schlagwörter Präformation und Epigenesis.

Eine Präformations- oder Evolutionstheorie, die bis in sehr viele Einzelheiten ausgebaut worden ist, ist die, welche Weismann in seinem Buche über „Das Keimplasma“ (Jena 1892) niedergelegt hat.

Man kann Weismann als reinen Präformisten bezeichnen. Nach seiner Anschauung ist jedes selbständig variierende Organ des fertigen Körpers im Keime vorgebildet. Die Weismann'schen, im Kern der Eizelle enthaltenen Ide werden bei der Keimesentwicklung in die Bestimmungsstücke der einzelnen Organe, in die Determinanten zerlegt, und die Determinanten verändern sich unabhängig von einander, wodurch eben die von Weismann angenommene unabhängige Variation der einzelnen Organe erklärt werden soll.

Eine rein epigenetische Theorie ist dagegen die von mir aufgestellte Gemmarienlehre, wonach ein einziger Stoff, dem allein ich den leider vieldeutig gewordenen Namen Plasma beilege, Träger der Vererbung der Formen ist. Das Plasma bildet nach meiner Annahme kleine Kristalle, „Gemmen“, aus denen sich meine Gemmarien zusammensetzen, und die Gemmarien sind es, die den Aufbau der zur Entwicklung sich anschickenden Eizellen bestimmen und, wie ich in meinem Buche „Gestaltung und Vererbung“ (Leipzig 1893) auseinander gesetzt habe, die Anordnung der einzelnen Zellen im Körper bedingen.

Meine Anschauungen beruhen nicht auf einer vorgefassten Meinung. Ich habe schon lange vor dem Erscheinen von Weismann's Werk über das Keimplasma versucht, die Vererbung und die Formbildung in dem sich entwickelnden Keime durch eine präformistische Theorie zu

deuten, ein Unternehmen, das freilich gescheitert ist. An diesem Resultate haben Vererbungsexperimente, die ich in großer Anzahl angestellt habe, und über die ich demnächst an anderer Stelle in extenso berichten werde, einen großen Anteil. Meine Versuche habe ich an Tieren verschiedener Art, nämlich an Hunden und Katzen, Schafen und Ziegen, Meerschweinchen und Ratten, vorwiegend aber an Mäusen, welche letztere sich als ganz besonders geeignet erwiesen, angestellt. Unter meinen Mäusen spielten gescheckte Tiere, die ich kurz Schecken nennen will, und totale Albinos ihrer Anzahl nach eine bedeutende Rolle, und die Ergebnisse, die ich bei den Zuchtversuchen mit diesen Tieren erhielt, müssen verhängnisvoll für die Präformationstheorie werden. Ich will deshalb mit einer kurzen Schilderung der einschlägigen Experimente beginnen, um daran eine Reihe von Betrachtungen über Wesen, Ursachen und Vererbung des Albinismus und der Scheckung zu knüpfen.

Ich experimentierte mit zwei Hauptrassen von Mäusen, nämlich erstens mit Varietäten der gewöhnlichen Hausmaus, die von der Stammart nur in Bezug auf die Färbung und Scheckung sowie auf die mehr oder minder große Widerstandsfähigkeit verschieden sind, und zweitens mit einer Rasse, die zwar auch zweifellos von der Hausmaus abstammt, aber eine weitergehende Modifikation erlitten hat, die japanische Tanzmaus, die sich von der gewöhnlichen Maus durch geringere Körpergröße und zierlichere Formen, namentlich durch einen länger gestreckten Schädel, vor Allem aber dadurch unterscheidet, dass ihr Gang ein unsicherer geworden ist und fortwährend in das eigentümliche Tanzen, von welchem diese Maus ihren Namen hat, ausartet. Die Mäuse laufen unsicheren Schrittes umher und beginnen dann plötzlich entweder einen Gegenstand, etwa einen senkrecht in den Boden ihres Behälters eingelassenen Pflock, in engen Kreisen zu umlaufen, oder auf einer Stelle im Kreise herumzuwirbeln, und zwar oft so schnell, dass man dabei Kopf und Schwanz nicht mehr unterscheiden kann. Auch diese Tanzmäuse können in verschiedenen Farben vorkommen. Von importierten Tanzmäusen habe ich zwar kaum andere als schwarz und weiß, und blaugrau und weißgescheckte, welche letztere ich kurz blau- und weißgescheckte nennen will, erhalten; aber ich habe später selbst Tanzmäuse mit andern Farben gezüchtet.

Von meinen Experimenten will ich hier namentlich eines anführen. Wenn man blau- und weißgescheckte Tanzmäuse mit gewöhnlichen weißen Mäusen paart, so erhält man entweder, und zwar meistens, einfarbige graue Mäuse, die von der wilden Hausmaus nicht zu unterscheiden sind, oder, seltener, einfarbige schwarze Mäuse. Die Einfarbigkeit dieser grauen und schwarzen Mäuse kann zwar gelegentlich, wenn auch nicht gerade besonders oft, dadurch gestört sein, dass die Mäuse irgendwo ein kleines weißes Fleckchen haben, gewöhnlich auf

der Stirn oder am Bauche; aber die Ausdehnung dieses weißen Fleckes ist in allen Fällen so gering, dass man den Fleck geradezu als einen Punkt bezeichnen kann. Man erhält also durch die Kreuzung von blau- und weißgescheckten Tanzmäusen, bei denen das Weiß das Blau bedeutend an Ausdehnung übertrifft, mit gewöhnlichen weißen Mäusen, also mit totalen Albinos, einfarbige graue oder schwarze Mäuse, und zwar ausnahmslos, wenn man die mit einem weißen Punkt gezeichneten Mäuse gleichfalls zu den einfarbigen rechnet. Aber man muss echte japanische Tanzmäuse und gewöhnliche weiße Mäuse, wie sie seit langem bei uns gehalten werden, mit einander paaren.

Diesem Ergebnis steht die Präformationstheorie Weismann's, wie es scheint, ratlos gegenüber, denn Weismann hat nicht versucht, das oben beschriebene und von mir bereits in meinem Buche „Gestaltung und Vererbung“ mitgeteilte Resultat meiner Experimente von seiner Theorie aus zu erklären. Deshalb will ich hier versuchen, es nach Weismann zu thun.

Die blau- und weißgescheckten, von Japan importierten Tanzmäuse sind ebenso wie die schwarz- und weißgescheckten in ziemlich regelmäßiger Weise gezeichnet. Die echten japanischen Tanzmäuse haben nämlich einen gefärbten Kopf, und die sich an den Kopf zunächst anschließenden Körperteile sind gleichfalls gefärbt. Die Pigmentierung geht etwa bis zu den Schultern. Der Rest des Körpers ist durchweg weiß, wenigstens treten dunkle Flecke, die hier gleichfalls vorkommen können und in der Regel auch, namentlich oberhalb der Schwanzwurzel, vorhanden sind, an Ausdehnung ganz bedeutend hinter dem Weiß zurück. Ebenso nehmen kleine weiße Flecke am Kopf oder in dessen Nähe viel kleinere Flächen ein als die gefärbten Hautpartien. Diese Verteilung der Farben wird mit großer Zähigkeit vererbt. Wer auf dem Boden der Weismann'schen Determinantenlehre steht, muss deshalb annehmen, dass, um mich kurz auszudrücken, die Hautdeterminanten des Vorderkörpers die Fähigkeit zur Erzeugung oder wenigstens Ablagerung von Pigment haben, die des Hinterkörpers dagegen nicht. Bei weißen Mäusen würde es demnach überhaupt keine Pigment erzeugenden Determinanten geben. Dringt nun etwa das Spermatozoon einer blauweißen Tanzmaus in die Eizelle einer weißen Maus ein, so erhalten wir dadurch eine befruchtete Eizelle, die zur Hälfte aus Iden ohne Pigment erzeugende Hautdeterminanten besteht, zur Hälfte aber aus Iden, in welchen die Hautdeterminanten des Vorderkörpers zur Erzeugung von Pigment befähigt sind, die des Hinterkörpers dagegen nicht. Die einen wie die andern Ide werden nun bei der Entwicklung unserer Eizelle zur Maus in ihre Determinanten zerlegt, und sobald sich die Biophoren einer Determinantenart allein in dem Kerne der Zelle, die sie determinieren sollen, befinden, treten sie aus dem Kerne der Zelle in deren Leib über und determinieren

ihn, d. h. sie geben ihm einen bestimmten Charakter. Hieran beteiligen sich sowohl die vom Vater als auch die von der Mutter herstammenden Determinanten. In dem Vorderkörper einer durch Kreuzung einer blauweißen Tanzmaus mit einer gewöhnlichen Maus entstandenen Maus müssten demnach nicht nur blaugebende, sondern auch weißgebende Hautdeterminanten ihre Biophoren aus den Kernen in die Leiber der Hautzellen entsenden, wodurch diese Zellen einen gemischten Charakter erhalten müssten. Im Hinterkörper können dagegen nur Biophoren weißgebender Determinanten in den Leibern der Hautzellen zusammenkommen. Diese Zellen können also unmöglich Pigment erhalten, falls Weismann's Präformationstheorie richtig ist. Die aus der Kreuzung gewöhnlicher weißer Mäuse und gescheckter japanischer Tanzmäuse, deren Vorderkörper blau, deren Hinterkörper aber weiß ist, hervorgegangenen Jungen sind aber überall einfarbig grau oder schwarz. Ihr Hinterkörper ist, in Bezug auf die Färbung, in keiner Weise vom Vorderkörper verschieden. Weismann's Determinantenlehre kann also nicht richtig sein. Man könnte zwar sagen, dass in etlichen Iden der Tanzmäuse färbungerzeugende Hautzellendeterminanten auch für den Hinterkörper vorhanden seien, dass die Keimzellen der weißen Mäuse auch noch einige Ide mit Farbe erzeugenden Hautdeterminanten enthielten, und dass diese durch die Kreuzung die Majorität über die Albinodeterminanten auch im Hinterkörper erlangten, woraus es zu erklären sei, dass die Kreuzung blau- und weißgescheckter Tanzmäuse mit gewöhnlichen weißen Mäusen einfarbige graue oder schwarze Junge ergäbe; dann aber müssten alle möglichen Formen der Scheckung bei den Kreuzungsmäusen auftreten, weil die Hautdeterminanten ja, wie die große Veränderlichkeit der Scheckung, die wir zwar nicht gerade bei den echten japanischen Tanzmäusen, wohl aber bei andern Mäusen beobachten, darthut, im höchsten Grade unabhängig von einander variieren. Es müsste also, auch wenn wir annehmen wollten, dass in etlichen Iden der Tanzmäuse sowohl als auch der weißen Mäuse noch färbungerzeugende Determinanten für die Hautzellen des Hinterkörpers liegen, jedenfalls häufig eine ausgedehnte Scheckung am Hinterkörper der Kreuzungsmäuse vorkommen. Es müsste häufig der Fall eintreten, dass auf einer Stelle Albinodeterminanten mit Albinodeterminanten zusammenkommen, wodurch eben Scheckung entstehen müsste. Aber die Scheckung bleibt aus. Außerdem müsste es natürlich auch oft vorkommen, dass gewöhnliche weiße Mäuse gescheckte Junge erzeugten, und dass echte und in Reinzucht gezüchtete japanische Tanzmäuse auch am größten Teile des Hinterkörpers gefärbt sind. Aber das eine wie das andere tritt niemals ein.

Auf Grund dieser Thatsachen und der von mir unternommenen vergeblichen Versuche, sie durch die Weismann'sche Präformations-

theorie zu erklären, muss ich die Zulässigkeit dieser Lehre bestreiten. Es kann indessen sein, dass ich nicht den Schlüssel zur Erklärung der Ergebnisse meiner Versuche durch die Weismann'sche Determinantenlehre gefunden habe. Dann ist vielleicht sonst Jemand im Besitze dieses Schlüssels. Sollte dieses der Fall sein, so wird der Schlüssel uns wohl nicht lange mehr vorenthalten werden.

Die Ergebnisse meiner Züchtungsversuche sind auch mit der Weismann'schen Theorie der Amphimixis unvereinbar.

Die dabei in Betracht kommenden Thatsachen werden durch folgendes Beispiel gut erläutert: Wenn man die Jungen von gewöhnlichen weißen Mäusen und blau- und weißgescheckten Tanzmäusen, oder auch deren Nachkommen, unter sich paart, so kann man weiße ungescheckte Tanzmäuse und einfarbige blaue, also ungescheckte, gewöhnliche Mäuse erhalten. In diesen Mäusen müssen also, wenn die Weismann'sche Theorie richtig ist, Ide von blau- und weißgescheckten Tanzmäusen und Ide von weißen gewöhnlichen Mäusen liegen. Wir hätten uns dann zu denken, dass in den weißen Tanzmäusen die Tanzdeterminanten der Tanzmauside und die Hautdeterminanten der Ide der gewöhnlichen weißen Mäuse zur Geltung gekommen wären, und ebenso in den blauen Mäusen die Gehirndeterminanten der gewöhnlichen weißen Mäuse und die Hautdeterminanten der Tanzmäuse. Jedenfalls wäre soviel zweifellos, dass sowohl die weißen Tanzmäuse, als auch die einfarbig blauen nicht tanzenden Mäuse nur Ide von blau- und weißgescheckten Tanzmäusen und von gewöhnlichen weißen Mäusen enthalten könnten. Würde man nun die weißen Tanzmäuse unter sich, und auch die blauen nicht tanzenden Mäuse gleichfalls unter sich weiter züchten, so müssten, falls Weismann's Determinanten- und Amphimixislehre richtig ist, bei den Nachkommen der weißen Tanzmäuse nicht selten Rückschläge auf blaue und blaugescheckte Mäuse und auf nicht tanzende Mäuse, und bei den Nachkommen der blauen nichttanzenden Mäuse Rückschläge auf Tanzmäuse, auf gescheckte Mäuse und auf weiße Mäuse stattfinden. Meine Versuche haben mir aber gezeigt, dass solche Rückschläge nicht eintreten. Es ist somit auch die Weismann'sche Theorie der Amphimixis, über deren logische Unzulässigkeit ich mich in einem andern Aufsätze in dieser Zeitschrift weitläufiger aussprechen werde (vergl.: „Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht“) auch durch meine Versuche als unhaltbar dargethan.

Wie meine Ergebnisse durch die von mir aufgestellte Theorie der Apomixis zu erklären sind, habe ich bereits in dem Aufsatz über „Die Träger der Vererbung“ (Biol. Centralbl., 1893, Nr. 17 u. 18) dargelegt, und ich bitte, die betreffenden Stellen zu vergleichen. Ich habe dort gezeigt, dass meine Züchtungsergebnisse sich leicht und bequem durch die Annahme erklären lassen, dass das formengebende

Plasma im Centrosoma und in solchen Teilchen des Zelleibes, deren chemische und morphologische Zusammensetzung der des Centrosomas gleicht, enthalten ist, dass dagegen die Stoffe, aus denen die Chromosomen des Kerns aufgebaut sind, Träger der Vererbung der Farben und überhaupt chemischer von morphologischen Eigenschaften unabhängiger Eigentümlichkeiten sind.

Ich bin bis jetzt auf keine Thatsachen oder Bedenken gestoßen, die diese Annahme zu einer unhaltbaren oder auch nur unwahrscheinlichen machen. Indessen ist es vielleicht nicht nötig, anzunehmen, dass die Vererbung der Pigmentfarben gerade an die Kernstoffe gebunden ist, wenn man nur festhält, dass das Centrosoma, beziehungsweise Plasma, das dem des Centrosomas gleich ist, oder, um mich noch vorsichtiger auszudrücken, dass ganz bestimmte Gebilde des Zelleibes, die unter sich in Bezug auf chemische Zusammensetzung und morphologischen Aufbau gleich sind, die Träger der Formenvererbung sind, dass dagegen die Vererbung der an Pigmente gebundenen Färbungen und sonstiger chemischer Eigentümlichkeiten durch andere Substanzen bewirkt wird. So gut wie, meinen früheren Auseinandersetzungen gemäß, bei den Züchtungsversuchen mit Mäusen Tanzmausplasma mit weißgebenden Kernstoffen, und das Plasma gewöhnlicher Mäuse mit blaugebenden Kernstoffen assoziiert werden kann, ebensogut kann natürlich auch Tanzmausplasma mit weißgebenden Stoffen des Zelleibes, und das Plasma gewöhnlicher Mäuse mit blaugebenden Stoffen des Zelleibes zusammenkommen, wodurch weiße Tanzmäuse und blaue gewöhnliche Mäuse entstehen müssten. Ich halte es, wie gesagt, auch heute noch für die einfachste Erklärung der tatsächlichen Befunde, das formengebende Plasma in das Centrosoma oder doch wenigstens in den Zelleib zu verlegen, und die Träger der Pigmentvererbung in den Kern der befruchteten Eizelle. Allein es scheint mir möglich zu sein, dass die pigmentgebenden Stoffe ausschließlich gleich dem formengebenden Plasma durch den Leib der befruchteten Eizelle vererbt werden. Jedenfalls werden, falls der Kern Träger der Pigmentvererbung ist, wohl erst durch eine Wechselwirkung zwischen den Kernstoffen und Stoffen des Zelleibes pigmenterzeugende Stoffe gebildet.

Selbstverständlich halte ich an meiner früheren Auffassung, dass der Kern lediglich chemische Eigentümlichkeiten vererbt, die für den Formenaufbau des Körpers nur indirekt in Betracht kommen, fest; aber gemäß meinen früheren Darlegungen, dass neben dem formgebenden Plasma im Zelleibe auch noch andere Stoffe enthalten sind, kann ich es ruhig dahingestellt sein lassen, ob der Kern gerade an der Pigmentbildung direkt beteiligt ist oder nicht.

Ebenso unbedingt, wie ich dem Kern lediglich eine Bedeutung für die Vererbung chemischer Eigentümlichkeiten des erwachsenen Orga-

nismus zuspreche, abgesehen natürlich von seinen eignen morphologischen Eigenschaften, ebenso strenge halte ich auch an der Anschauung fest, dass die Vererbung der Formeneigentümlichkeiten des entwickelten Organismus lediglich an das Centrosoma und das Plasma des Zellleibes, dessen Elemente nach meiner Annahme denen des Centrosomas gleichen, gebunden ist. Falls ich aber die Bedeutung des Centrosomas unrichtig beurteilt haben sollte, können meiner Ansicht nach nur außerhalb des Centrosomas gelegene Elementarteile des Zellleibes Träger der Formenvererbung sein. Dass der Kern direkt etwas mit der Vererbung der Körperformen des entwickelten Organismus zu thun habe, bestreite ich also; die Möglichkeit aber, dass er vielleicht indirekt, indem er nämlich Stoffe, die einer nachträglichen chemischen Umbildung unterworfen sind, für den Aufbau des formgebenden Plasmas des Zellleibes liefert und dadurch auch die morphologischen Eigentümlichkeiten dieses Plasmas und damit die des entwickelten Organismus beeinflusst, gebe ich zu.

In dem von mir zitierten Aufsätze über „Die Träger der Vererbung“ habe ich an der Hand von Oscar Hertwig's Ausführungen den Nachweis zu erbringen gesucht, dass nichts dafür spricht, dass die Chromosomen Träger der Formenvererbung sind, dass dagegen höchst wahrscheinlich die Vererbung der Eigentümlichkeiten der Gestalt durch das Centrosoma bewirkt wird, und ich habe dort die Hoffnung ausgesprochen, dass ich, wenn auch nicht mit Weismann, so doch mit Oscar Hertwig zu einer Verständigung über die Träger der Vererbung gelangen würde. Denn Hertwig sagt auf Seite 277 seines ausgezeichneten Buches über „Die Zelle und die Gewebe“ (Jena 1892), es entzöge sich wohl zur Zeit einer Beantwortung, wie sich das Nuklein, d. h. die Substanz der Chromosomen, und die Polsubstanz, d. h. die Substanz des Centrosomas, zum Problem des Idioplasmas, d. h. zum Problem der Frage nach dem Träger der Formenvererbung verhielte. Aber wie es scheint, hat sich meine Hoffnung als eine trügerische erwiesen. Denn in Heft 1 seiner „Zeit- und Streitfragen der Biologie“ (Jena 1894) sagt Hertwig auf S. 139: „Trotz der Einwände von Bergh, Verworn, Haacke halte ich nach wie vor an der Hypothese fest, dass im Kern der Geschlechtszellen die Erbmasse oder Anlagesubstanz (Idioplasma) enthalten ist“. Sätze Hertwig gleich mir die Polsubstanz, also den Baustoff des Centrosomas, das Hertwig ja zum Kern rechnet, allein als Träger der Formenvererbung an, so würde er es wohl gesagt haben. Er brauchte, da er es unentschieden gelassen hat, wie sich Nuklein und Polsubstanz zum Problem des Idioplasmas verhalten, seinen früheren Anschauungen nicht untreu zu werden, wenn er mir darin beipflichtete, dass das Centrosoma und den Elementen des Centrosomas gleichende Elemente des Zellleibes allein Träger der Formenvererbung, die Chromosomen dagegen Träger der

Vererbung chemischer Eigentümlichkeiten seien. Durch den soeben zitierten Satz aus den „Zeit- und Streitfragen“ scheint mir Hertwig aber aussprechen zu wollen, dass er meine Deutung nicht für die richtige halte. Es lässt sich aber leicht zeigen, dass diese Deutung, vielleicht mit den oben gegebenen Einschränkungen, die allein zulässige sein dürfte.

Oscar Hertwig ist gleich anderen und mir der Ansicht, dass der Charakter einer Zelle gewissermaßen Funktion des Ortes, den sie im Organismus einnimmt, ist. Er glaubt, dass zwar in dem Kerne jeder Zelle die volle Vererbungssubstanz enthalten sei, dass es aber von dem Ort der Zelle abhängt, welche von den Gebilden, aus denen sich die Vererbungssubstanz zusammensetzt, in Aktion treten sollen. Dadurch wird also dem Platze, den die Zelle im Organismus einnimmt, die Entscheidung darüber zugesprochen, ob gewisse Stoffe der Vererbungssubstanz aktiviert werden sollen oder nicht; es wird von dem von der Zelle eingenommenen Orte die Bedingungen abhängig gemacht, aus einer indifferenten Zelle eine Nerven-, eine Drüsen- oder irgend eine andere Zelle mit spezifischem Charakter zu bilden. Die den Hohlraum der *Amphioxus*-Gastrula begrenzenden Zellen z. B. würden deshalb zu Entodermzellen werden, weil sie durch den Gastrulationsprozess zu den Zellen des inneren und nicht zu denen des äußeren Keimblattes wurden.

Wer mein Buch „Gestaltung und Vererbung“ gelesen hat, weiß, dass ich mit dieser Anschauung längst einverstanden war, ehe Heft 1 von Hertwig's „Zeit- und Streitfragen“ geschrieben wurde; und da Hertwig mein Buch zitiert, und auch wohl meinen Aufsatz über „Die Träger der Vererbung“ gelesen hat, so hätte man wohl erwarten dürfen, dass meine Ausführungen ihn dazu veranlasst hätten, sich die Frage vorzulegen, was denn eigentlich, wenn der Charakter einer Zelle von ihrem Platze im Organismus, und wenn dieser, wie Hertwig zeigt, von der Form der Eizelle abhängt, der Eizelle ihre Form gibt. Es ist aber diese Frage allein, deren Beantwortung darüber entscheidet, durch was die Formenvererbung bewirkt wird, beziehungsweise, welche Gebilde Träger der Vererbung der Gestalt sind. Diese Frage zu beantworten, hat Hertwig auch nicht den leisesten Versuch unternommen, obwohl er aus meinem Buche und aus meinem Aufsätze über „Die Träger der Vererbung“ hätte ersehen können, dass diese Frage den Haupt- und Kardinalpunkt der ganzen Vererbungstheorie betrifft. Denn dass die Verschiedenheiten der Schwere der einzelnen Eistoffe völlig ungeeignet sind, den Eiern „außer ihrer polaren Differenzierung noch eine bilateral-symmetrische Organisation“ zu geben, wird Hertwig wohl nicht bestreiten wollen.

Als ich mein Buch schrieb, war es mein Hauptbestreben, darzutun, auf welche Weise sich die Verteilung der Zellen im Körper aus den hypothetischen Formenelementen des Plasmas erklären lasse. Ich versuchte zu zeigen, dass es sich dabei um etwas ganz anderes als um die Vererbung chemischer Eigentümlichkeiten handele. Aus diesem Grunde habe ich in dem Buche und in dem mehrfach zitierten Aufsätze die Ergebnisse meiner Züchtungsexperimente mit Mäusen so genau erörtert, wie es für meine Zwecke erforderlich war. Es scheint aber, dass meine Auseinandersetzungen bis jetzt wenig gefruchtet haben. Aus diesem Grunde musste ich mich hier noch einmal mit den einschlägigen Fragen befassen und auf die Bedeutung hinweisen, welche meine Züchtungsversuche mit verschiedenen pigmentierten und in ihren morphologischen Eigentümlichkeiten verschiedenen Mäusen beanspruchen. Zu den morphologischen Eigentümlichkeiten rechne ich natürlich den feineren Aufbau des Gehirns, von dem Tanzen oder Nichttanzen abhängt. Die Ergebnisse meiner Züchtungsversuche lassen sich nicht anders erklären als durch die Annahme, dass die Träger der Vererbung der Farbe andere sind, als die der Formenvererbung.

Was die Vererbung der Gestalt anbelangt, so kann es, wie von Tag zu Tag klarer wird, nicht länger bezweifelt werden, dass das Centrosoma, beziehungsweise die Anordnung der Plasmastrahlen um das Centrosoma herum, die Gestalt der Eizelle und damit die des künftigen Tieres bestimmt. Ich will nur auf die Diskussion hinweisen, die sich an den mich übrigens gänzlich ignorierenden Vortrag des Herrn Dr. V. Häcker auf der letzten Versammlung der „Deutschen Zoologischen Gesellschaft“ in München knüpfte. In dieser Diskussion (vergl. „Verhandlungen der D. Z. G.“, Leipzig 1894) lenkte Herr Prof. F. E. Schulze die Aufmerksamkeit auf die dem Centrosoma und seiner Polstrahlung außerordentlich ähnlichen Bildungen im Körper mancher Heliozoen, wie sie bei *Acanthocystis* durch Grenacher und bei *Raphidiophrys* durch den Vortragenden zuerst bekannt geworden und später von verschiedenen Forschern eingehend studiert sind. Er wies auf gut gelungene Schnitte von gehärteten und gefärbten *Raphidiophrys pallida* hin, welche Herr Prof. Heider im Berliner Zoologischen Institut angefertigt habe und am Nachmittag zu demonstrieren gedenke.“ Ich will freilich nicht unerwähnt lassen, dass F. E. Schulze die völlige Uebereinstimmung dieser Gebilde mit dem Centrosoma und seiner Polstrahlung noch als fraglich betrachtet. Neben Schulze machte aber Richard Hertwig „auf eine im Münchener Zoologischen Institut angefertigte Arbeit des Prof. Sasaki aus Tokio aufmerksam, in welcher bei einer marinen Heliozoe (*Gymnosphaera albida*) die große Uebereinstimmung des Ausstrahlungszentrums der Pseudopodien mit den Centrosomen tierischer und pflanzlicher Zellen näher durchgeführt worden sei; namentlich sei durch

die Arbeit wahrscheinlich gemacht worden, dass vom Ausstrahlungszentrum der Anstoß zur Teilung des Tieres ausgehe.“ „In dem Umstand, dass bei den meisten Heliozoen die Axenfäden der Pseudopodien von einem besonderen Korn, welches vom Kern unabhängig sei, ausstrahlen, bei den Aktinophryen dagegen vom Kern selbst, erblickt Herr Prof. Hertwig kein Moment, welches gegen den Vergleich des Centrosomas mit dem Ausstrahlungszentrum der Heliozoen spreche. Denn durch neuere Untersuchungen gewinne es an Wahrscheinlichkeit, dass bei manchen tierischen Zellen das Centrosoma im Inneren des Kernes lagere.“

Falls sich die von F. E. Schulze und Richard Hertwig ausgesprochenen Vermutungen bestätigen, wäre der Nachweis erbracht, dass die Form der Heliozoen durch die von dem Centrosoma ausgehenden Strahlen bedingt wird, und wer das, was über diese Strahlungen bei höheren Tieren bekannt ist, vorurteilsfrei prüft, wird schwerlich an der Bedeutung des Centrosomas für die Verteilung der aus der Eizelle hervorgehenden Zellen, d. h. für die Bildung der Körperform, zweifeln. An diese durch viele Thatsachen begründete Bedeutung des Centrosomas knüpft aber meine Gemmarientheorie an, mit deren Hilfe ich es versucht habe, die Formenvererbung zu erklären.

Wenn nun, wie meine Theorie annimmt, das eigentliche formengebende Plasma der Keimzellen ein monotones, also in sich gleichartiges ist, und wenn die Verteilung der Zellen, die sich aus der Keimzelle entwickeln, durch die Formenverhältnisse dieses monotonen Plasmas bedingt wird, wenn ferner die spezifische Ausbildung der einzelnen Körperzellen von ihrer Lage im Körper abhängt, so muss auch die Pigmentierung, beziehungsweise die Pigmentlosigkeit der einzelnen Körperstellen bei Mäusen und anderen domestizierten Tieren von der Lage dieser Stellen abhängen.

Um uns davon zu überzeugen, dass der Platz, welchen eine Hautstelle im Körper einnimmt, darüber entscheidet, ob hier Pigment abgelagert werden soll oder nicht, wollen wir zunächst einen Blick auf normale Tiere werfen.

Bei normalen Tieren werden manche Körperstellen vom Pigment bevorzugt, andere dagegen gemieden, und wir werden zu dem Resultat gelangen, dass an Stellen starker Hautthätigkeit Pigment abgelagert wird, an solchen von mangelhafter Hautthätigkeit dagegen nicht oder wenigstens nicht in gleichem Grade. Wo starke Hautthätigkeit stattfindet, müssen deshalb die Hautgebilde, auch abgesehen von der Pigmententwicklung, stärker ausgebildet sein als dort, wo die Hautthätigkeit weniger stark ist. Diese Schlussfolgerung finden wir bestätigt, wenn wir z. B. ein Zebra genau betrachten, wozu sich am besten solche lebende Tiere eignen, die das alte Haarkleid kurze

Zeit vorher gegen ein neues umgetauscht haben. Betrachten wir die hellen und dunklen Streifen solcher Zebras aus nächster Nähe, so sehen wir, dass die dunklen Streifen sich nicht nur durch ihre Färbung von den hellen unterscheiden, sondern wir finden auch, dass die dunkle Zebrastreifung etwas über der hellen Streifung erhaben ist. Es sieht beinahe so aus, als ob dunkle Tuchstreifen auf einen hellen Grund aufgenäht wären. Die Behaarung der dunklen Streifen ist also erheblich stärker als die der hellen Streifen. Von dem Ort, an welchem sich die Haare befinden, hängt also nicht bloß ihre Pigmentierung, sondern auch die Stärke ihrer Ausbildung ab, und gerade dieser Umstand, der Umstand, dass sich verschiedene Körperregionen in mehr als einer Beziehung von einander unterscheiden, zeigt uns, dass wir den richtigen Standpunkt einnehmen, wenn wir auf dem Boden einer epigenetischen Entwicklungstheorie, nach welcher die spezifische Ausbildung der Zellen von ihrer Lage abhängt, stehen. Ist diese Theorie richtig, dann muss auch die Pigmentablagerung an den dunklen Flecken gescheckter Tiere von der Lage der betreffenden Hautstellen abhängig sein.

Wir wissen im einzelnen Falle nun zwar noch nicht, warum sich bei Schecken an der einen Körperstelle Pigment ablagert, an der andern nicht. Aber dass gewisse Körperstellen vom Pigment bevorzugt, andere dagegen gemieden werden — falls wir uns so ausdrücken wollen — geht aus zahlreichen Thatsachen hervor.

Die echten von Japan importierten Tanzmäuse sind, wie wir gesehen haben, am Vorderkörper durchweg pigmentiert, am Hinterkörper dagegen durchweg weiß. Ähnlich verhalten sich Schecken von Wanderratten (*Mus decumanus*), die von den Händlern sogenannten „Kongoratten“, die sich durch einen schwarzen oder grauen Vorderkörper und einen die Färbung des Vorderkörpers tragenden Rückenstreifen auszeichnen. Die Schwarzkopfschafe haben ihren Namen davon, dass bei ihnen der Kopf und ein Teil des Halses schwarz, der übrige Körper aber weiß ist. Bei den sogenannten Himalayakaninchen, eine Rasse, die aus der Kreuzung von zwei andern Rassen hervorgegangen, aber konstant ist, sind Nasenspitze, Ohren, Beine und Schwanz schwarz oder dunkelbraun pigmentiert; der übrige Körper ist dagegen weiß, und die Augen sind, wie bei echten Albinos, roth. Ich sah ein solches Kaninchen zuerst vor einigen Jahren bei einem Vogelhändler in dem englischen Badeort Brighton. Einen oder zwei Tage später besuchte ich das Natural History Museum in South Kensington und fand dort in einem eine Anzahl Albinos enthaltenden Glasschranke einen Albino des Feldhasen (*Lepus vulgaris*), der genau in derselben Weise, wenn auch nicht so stark, pigmentiert war wie das Himalayakaninchen, das ich gekauft und mit nach meinem Londoner Hotel genommen hatte. Da mir dieses

Tier durch die eigenthümliche Verteilung des Pigmentes aufgefallen war, so musste mir der Hasenalbino im Natural History Museum noch mehr auffallen, und zwar besonders deshalb, weil die beiden Tiere zusammen zeigten, dass sich bei Albinos der Gattung *Lepus*, auch wenn sie verschiedenen Arten angehören, etwaiges noch im Körper vorhandenes Pigment an den oben aufgezählten Körperteilen ablagert. Bei Pudeln, die, wenn sie als rassereine betrachtet werden sollen, nur einfarbig schwarz oder einfarbig weiß sein dürfen, kommt, wie ich mehrfach beobachtet habe, öfters der Fall vor, dass ein nicht rassereines Tier zwar im Großen und Ganzen weiß, aber mit schwarzen Ohren und einem schwarzen Schwanz versehen ist. Hier werden also offenbar Ohren und Schwanz vom Pigment bevorzugt. Ähnliches gilt für die siamesische Hauskatze, die seit etlichen Jahren von Zeit zu Zeit nach Europa importiert und seitdem auch bei uns, unter anderen auch von mir, gezüchtet worden ist. Die neugeborenen Jungen der siamesischen Katze sind einfarbig weiß. Ihre Haare enthalten offenbar kein Pigment, ein Zeichen, dass die Pigmentproduktion in dieser Rasse keine sehr große ist. Später werden die jungen Kätzchen dunkler. Aber auch noch bei den ausgewachsenen Siamkatzen ist die Verteilung des Pigmentes keine gleichmäßige. Bei diesen Katzen sind Kopf, Beine und Schwanz stärker pigmentiert als die übrigen Körperteile, an denen sich das Pigment offenbar nicht so gern ablagert wie an den genannten Körperstellen. Eimer hat darauf aufmerksam gemacht, dass bei weißen Hunden sehr häufig ein pigmentierter Fleck auf dem Rücken oberhalb der Schwanzwurzel angetroffen wird. Ich kann diese Beobachtung durchaus bestätigen. Hier wird also das Ende des Rückens vom Pigmente bevorzugt. In Australien erhielt ich einen Albino des Riesensturmvogels (*Ossifraga gigantea*), der hier und da ein dunkles Federchen zeigte. Besonders auffällig war es mir, dass zwei Steuerfedern normal, also dunkel chokoladebraun gefärbt waren, und zwar die zweitäußerste Feder jeder Seite, für die das Pigment demnach wohl eine gewisse Vorliebe haben muss.

Ebenso wie manche Hautstellen von dem Pigment bevorzugt werden, werden andere von ihm gemieden.

Bei einfarbigen pigmentierten Mäusen kommt es nicht selten vor, dass Pfoten und Schwanz weiß sind. Weiße Flecken kommen auch nicht allzuselten am Bauche wilder Hausmäuse und Wanderratten vor. Während meiner Thätigkeit am Zoologischen Garten in Frankfurt habe ich mir eine Zeit lang, und zwar Monate hindurch, jeden Morgen die von den Wärtern gefangenen Mäuse und Ratten vorlegen lassen, um das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei ihnen festzustellen. Bei dieser Gelegenheit habe ich von Zeit zu Zeit Mäuse gefunden, die am Bauche einen kleinen weißen Fleck hatten, woraus hervorgeht, dass

sich partieller Albinismus bei Mäusen zunächst am Bauche zeigt. Für Ratten gilt Aehnliches. Aus London erhielt ich schwarze Wanderratten, die in den dortigen Docks gefangen und mir als Hausratten (*Mus rattus*) angeboten worden waren. Auch bei einigen von diesen war ein Streifen am Bauche pigmentlos. Dass die Stirn der Hausrinder oft mit einem weißen Fleck, einer sogenannten Blässe geziert ist, ist bekannt. Eine solche Blässe wird auch häufig bei den Pferden angetroffen, und bei manchen Tieren ist nicht selten auch an der Brust ein sogenannter weißer Stern vorhanden. Bei Hunden sind die Augenbrauen oft heller pigmentiert als die umgebenden Hautstellen, wodurch die sogenannten Vieraugelflecken entstehen, und die charakteristische Zeichnung der schwarzen Dachshunde, die darauf beruht, dass sich an den Augenbraunen, an etlichen anderen Teilen des Kopfes und an den Füßen weniger Pigment ablagert als am übrigen Körper, finden wir bei manchen anderen Hunden wieder. Ich kreuzte eine einfarbig graue südamerikanische Nackthündin mit einem Dalmatiner, einer Hunderasse, deren Haut auf weißem Grunde dicht mit kleinen runden schwarzen Flecken bedeckt ist, und erhielt unter andern einen Mischling, der in Zeichnung und Färbung den schwarzen Dachshunden glich.

Diese und andere Thatsachen zeigen, dass der partielle Albinismus und verminderte Pigmentablagerung gern an bestimmten Körperstellen beginnen.

Weshalb diese Körperstellen früher von dem Pigment gemieden werden als andere, und weshalb manche Körperstellen vom Pigmente bevorzugt werden, lernen wir durch das Folgende wenigstens im Allgemeinen verstehen.

Wir kennen in etlichen Fällen die Ursache von plötzlich auftretendem partiellen Albinismus, und daraus lassen sich auch Schlüsse auf das „spontane“ Auftreten von partiellem Albinismus ziehen.

Die Ursache von erworbener lokaler Pigmentlosigkeit sind häufig Schädigungen, welche die betreffenden Körperstellen erlitten haben. Wenn Federkeime bei Stubenvögeln in ihrer Entwicklung gestört werden, so produzieren sie nicht selten weiße Federn. Aehnliches kommt auch bei wild lebenden Vögeln, namentlich bei Sperlingen, wenn auch weniger häufig, vor. Bei dunkel pigmentierten Menschenrassen sind Narben von Hautwunden häufig pigmentlos, wovon ich mich bei meinem Aufenthalt in Neuguinea an den Papuas selbst überzeugt habe. Auch bei dem Elephanten kann man entsprechendes beobachten. Bei gefangen gehaltenen Elephanten entstehen an den Ohren leicht Geschwüre, die nach ihrer Verheilung pigmentlose Hautstellen zurücklassen. Diese Stellen sind manchmal von verhältnismäßig großer Ausdehnung, und Elephanten mit solchen pigmentlosen Hautstellen werden in Siam schon zu den weißen und deshalb heiligen

gerechnet. Es handelt sich bei manchen heiligen Elephanten aber wahrscheinlich um weiter nichts als um lokalen, infolge von Hautverletzungen herbeigeführten Pigmentmangel. Bekanntlich werden auch bei Pferden künstliche Sterne dadurch erzeugt, dass man die Haare an den betreffenden Körperstellen so lange auszupft, bis anstatt der pigmentierten Haare weiße hervorsprossen. In einer Sitzung des „Vereins für naturwissenschaftliche Unterhaltung“ in Frankfurt a. M. zeigte der verstorbene Professor Dr. F. C. Noll einen Gartenschläfer (*Eliomys nitela*) vor, der den Schwanz durch einen Unfall zur Hälfte eingebüßt hatte. An der Spitze des verstümmelten Schwanzes war nun wieder ein Büschel weißer Haare aufgetreten, ähnlich dem normalen am unverstümmelten Schwanz des Gartenschläfers. Der partielle Albinismus war jedenfalls auch hier Folge der lokalen Verletzung.

Wir können die aufgeführten Thatsachen dahin zusammenfassen, dass lokale Verletzung der Haut pigmentierter Tiere oft partiellen Albinismus der betreffenden Körperstellen zur Folge hat, und dass die Ursache dieses partiellen Albinismus in einer Schädigung der in Betracht kommenden Zellen besteht.

Eine Schädigung oder Schwächung von Zellen hat aber auch an in Rückbildung begriffenen Körperstellen normaler Repräsentanten ihrer Art stattgefunden, und beachtenswerter Weise sind die Haare an dergleichen Körperstellen häufig pigmentlos.

Ich erinnere zunächst an die weiße Schwanzspitze vieler Säugetiere, z. B. an die des Fuchses. Der Schwanz aber ist bei den allermeisten Säugetieren in mehr oder minder starker Rückbildung begriffen, was namentlich von seiner Spitze gilt. An den Wangen sehr vieler Säugetiere finden sich Haarbüschel, entweder eins an jeder Wange oder deren zwei. Bei niederen Säugetieren dienen die in diesen Büscheln stehenden Haare offenbar zum Tasten, und bei dergleichen Tieren sind die Haare auch stark ausgebildet. Bei anderen Säugetieren dagegen kommen sie als Tastorgane nicht mehr in Betracht. Aber auch die Hautstellen, auf welchen sie stehen, sind zurückgebildet. Während diese Stellen bei manchen Säugern warzenartige Erhebungen darstellen, wie man sie beispielsweise noch bei Hunden beobachten kann, finden sich bei einigen Säugetieren an Stelle dieser Warzen weiße, pigmentlose Flecke. Besonders auffällig sind die beiden weißen Flecke auf jeder Kopfseite der Nilgauantilope (*Boselaphus tragocamelus*). Auch die Schirrantilope (*Antilope scripta*) und der auf Celebes lebende Urbüffel (*Anoa depressicornis*) haben weiße, beziehungsweise helle Wangenflecken, die denen der Nilgauantilope und den Haarbüschel tragenden Hautstellen an der Wange vieler anderer Säugetiere homolog sind. Rückbildung der Haarbüschel hat bei den genannten Wiederkäuern Pigmentlosigkeit

der betreffenden Hautstellen zur Folge gehabt. Bei einer großen Anzahl von Säugetieren findet sich auch an einer zwischen den beiden Aesten des Unterkiefers gelegenen Hautstelle ein Haarbüschel, das bei niederen Säugern stark, bei höheren weniger stark ausgebildet ist und bei manchen, z. B. den Katzen, die die Wangenbüschel noch haben, fehlt. In diesem von mir sogenannten Unterkinnbüschel sind die einzelnen Haare zu bestimmten Figuren angeordnet, die ich nächstens an anderer Stelle beschreiben und abbilden werde. Als ich diese Figuren studierte, stieß ich auf einige Säugetierarten, bei denen bestimmte Haare, die offenbar in stärkerer Rückbildung begriffen waren als ihre Nachbarn, pigmentlos waren.

Aus den mitgeteilten Thatsachen geht hervor, dass es sich in den betreffenden Fällen, ebenso wie bei der Pigmentlosigkeit geschädigter Körperstellen, um eine Abschwächung der Zellen handelt. Wo normale Rückbildung stattfindet, sind die davon betroffenen Zellen weniger geeignet Pigment abzulagern als andere, ebenso wie die an Stelle zerstörter Zellen neu entstandenen Zellen eine schwächliche, zur Ablagerung von Pigment nicht geeignete Konstitution besitzen.

Dass der Pigmentmangel gewisser Körperstellen auf die mangelhafte Konstitution der Zellen, aus welchen diese Körperstellen bestehen, zurückzuführen ist, ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit auch daraus, dass stark in Anspruch genommene, also durch den Gebrauch kräftig angeregte Hautstellen häufig eine auffällig starke Pigmentablagerung zeigen. Ein Beispiel dafür ist unter andern der dunkle Warzenhof, der die menschliche Brustwarze häufig umgibt. Auch in der Achselhöhle, wo die Hautthätigkeit sehr stark ist, finden wir kräftige Pigmentierung, ebenso am After und an den äußeren Geschlechtsorganen des Menschen. Fast alle Arten der Wildhunde haben auf dem Schwanze einen schwarzen oder wenigstens dunklen Fleck, der die Lage einer Drüse, also den Ort einer starken Hautthätigkeit markiert.

Aus alledem ergibt sich: Starke Hautthätigkeit, also kräftige Ausbildung der Zellen, hat Pigmentablagerung zur Folge, mangelhafte Konstitution dagegen partiellen Albinismus.

Mit Hilfe dieses Resultates unserer Untersuchungen werden wir nun auch trotz unserer Annahme einer epigenetischen Keimesentwicklung, also eines monotonen Keimplasmas, in welchem nichts durch Determinanten vorgebildet ist, die Vererbung des Pigmentes auf bestimmte Körperteile, wie wir sie bei manchen scheckigen Tieren antreffen, verstehen.

In den Keimzellen scheckiger Tiere, und zwar entweder im Kern oder in Stoffen, die neben dem formgebenden Plasma im Zellleibe liegen, sind die Träger der Pigmentvererbung enthalten. Da nun, wie wir annehmen müssen, die Konstitution der scheckigen Tiere ge-

schwächt ist, und da nicht alle Zellen der Haut die Eigenschaft, Pigment zur Ablagerung gelangen zu lassen, besitzen, so müssen Hautpartien bestimmter Körperstellen denen anderer Stellen gegenüber bevorzugt sein. Um zu zeigen, dass die Vererbung der Scheckung, und zwar einer Pigmentverteilung, die oft mit ziemlicher Regelmäßigkeit wiederkehrt, keineswegs die Annahme einer präformistischen Vererbungstheorie nötig macht, sondern sehr wohl mit unserer epigenetischen Theorie in Einklang zu bringen ist, müssen wir zunächst die Frage erledigen, unter welchen Bedingungen totaler Albinismus zu Stande kommt. Sollen wir annehmen, dass die Hautzellen totaler Albinos so in ihrer Konstitution geschädigt sind, dass kein Pigment zur Ablagerung gelangt, oder hat der totale Albinismus andere Ursachen als der partielle? Wir fragen demnach, ob in den betreffenden Tieren die Träger der Pigmentvererbung fehlen, oder ob der Farbstoff nur deshalb nicht in die Erscheinung tritt, weil die Zellen der Haut sämtlich in der Weise geschädigt sind, dass sie die Fähigkeit, Pigment zu bilden, verloren haben. Es ist also zunächst zu unterscheiden zwischen dem Mechanismus der Erzeugung des Pigmentes und zwischen dem Mechanismus der Vererbung des Farbstoffes.

Die Beschaffenheit der Träger der Pigmentvererbung ist natürlich von großer Bedeutung; das Pigment ist aber ein Stoffwechselprodukt; der Stoff, der seine Vererbung bewirkt, muss mit anderen Stoffen in Stoffaustausch treten, damit das Pigment als Produkt dieses Stoffwechsels erzeugt wird. Es muss also ein Pigmentbildungsmechanismus vorhanden sein, um aus den in den Trägern der Pigmentvererbung enthaltenen Stoffen Pigment zu erzeugen. Beim Mechanismus der Pigmentablagerung handelt es sich also um die Frage, ob eine Hautstelle überhaupt zur Ausscheidung von Pigment befähigt ist oder nicht. Eine andere Frage ist es, ob die Träger der Pigmentvererbung in einem Tiere vorhanden sind oder nicht. Unter welchen Bedingungen kommt nun totaler Albinismus zu Stande?

Aus gewissen Thatsachen, die ich bei meinen Vererbungsexperimenten beobachtet habe, geht hervor, dass die Träger der Pigmentvererbung sehr wohl in der befruchteten Eizelle enthalten sein, aber oft deshalb nicht zur Geltung gelangen können, weil der Mechanismus der Pigmentbildung geschädigt ist.

Durch Kreuzung einer gelben Maus mit einer weißen Maus erhielt ich unter andern zwei vollständig weiße Weibchen mit roten Augen. Diese paarte ich mit zwei schwarzen Mäusen, in deren Stammbaum seit vielen Generationen keine gelben Mäuse gewesen waren. Trotzdem gingen aus diesen Paarungen gelbe Junge hervor. Die Vererbungsträger des gelben Farbstoffes waren also auf die weißen Mäuse, deren Vater gelb und deren Mutter weiß gewesen war,

übergegangen, hatten sich aber keine Geltung verschaffen können, weil die Faktoren der Pigmentbildung im Körper der betreffenden weißen Mäuse nicht geeignet waren, den Stoffwechsel so zu gestalten, dass Pigment wirklich gebildet wurde. Der Mechanismus der Pigmentbildung war hier gestört, die Träger der Pigmentvererbung waren aber sicher vorhanden. Ich habe auch von weißen Meerschweinchen gelegentlich gescheckte Junge erhalten, und von weißen Angoraziegen, deren Vorfahren einmal mit Widahziegen gekreuzt worden waren, gleichfalls einmal ein geschecktes Junges bekommen. Auch in den weißen Ziegen und Meerschweinchen waren also die Träger der Pigmentvererbung vorhanden, der Mechanismus der Pigmentbildung war aber gestört.

Totaler Albinismus braucht also nicht daran zu liegen, dass sämtliche Faktoren der an der Erzeugung farbiger Flecken beteiligten Mechanismen geschädigt sind, sondern es braucht vielleicht nur einer dieser Mechanismen geschädigt zu sein, und das braucht nicht gerade der zu sein, von dem es abhängt, ob blaues, braunes, gelbes oder andersfarbiges Pigment vererbt wird. Totaler Albinismus verdankt vielmehr seine Existenz wahrscheinlich einer Schädigung des Mechanismus der Pigmentbildung.

Bei Schecken ist der Mechanismus der Pigmentablagerung gleichfalls gestört, aber in geringerem Grade als bei völlig weißen Tieren, sodass nicht totaler Albinismus die Folge ist, sondern partieller. Die Schecken zeigen uns, dass sie die Träger der Pigmentvererbung erhalten haben, dass das Pigment sich bei ihnen aber nur an gewissen Körperstellen ablagern kann, während die Hautzellen anderer Körperstellen in ihrer Konstitution so geschwächt sind, dass Pigment in ihnen nicht mehr zur Ablagerung gelangen kann.

Die Verteilung der Zellen, in denen Pigment abgelagert wird, und derjenigen, in denen es nicht deponiert werden kann, wird nun zwar von der Struktur des formgebenden Plasmas abhängen, aber wir werden sehen, dass die Struktur des Plasmas nur in gewissem Sinne für den Pigmentmangel verantwortlich zu machen ist, sei es bei totalem, sei es bei partiellem Albinismus.

Um die schwierigen, hierbei in Betracht kommenden Fragen zu erörtern, will ich zunächst einige von mir festgestellte bemerkenswerte Thatsachen anführen.

Bei einigermaßen normalen Katzen, d. h. bei solchen, die noch in Bezug auf ihre Zeichnung der Stammform ähneln, hängt die Verteilung des Pigmentes auf bestimmte kleine Hautstellen von der Struktur dieser letzteren, namentlich von dem Bau und der Verteilung der Haare ab. Diese bleibt aber, wovon man sich durch eine Vergleichung regelrecht gezeichneter Katzen mit einfarbig weißen und einfarbig schwarzen Hauskatzen überzeugen kann, namentlich wenn

man junge Tiere mit spärlicher Behaarung unter einander vergleicht, überall die typische. Bei manchen vollständig weißen Katzen treten z. B. die Streifen auf der Stirn, auf welche sich bei normalen Katzen dunkles Pigment verteilt, deutlich durch die Beschaffenheit ihrer Behaarung hervor, desgleichen bei manchen einfarbig schwarzen Katzen.

Diese Unabhängigkeit von der Vererbung der feineren Struktur und der des Pigmentbildungsmechanismus beobachten wir auch an weißen Perlhühnern. Hier heben sich die bei normalen Perlhühnern weißen Punkte oder Perlen deutlich von den übrigen Teilen der vollständig weißen Federn ab. Ebenso ist die auf Vererbung der Struktur beruhende Zeichnung der Radfedern von Pfauenalbinos, abgesehen von der Färbung, genau dieselbe wie bei normalen Pfauen. In Australien gibt es eine schwarz und weiß gefärbte Honigsaugerart mit gelber Flügelbinde. Von dieser Art erhielt ich einen Albino, bei dem Alles weiß war, mit Ausnahme der gelben Flügelbinde, die hier ebenso intensiv gelb war wie bei normalen Exemplaren, und zwar deshalb, weil in diesem Falle die gelbe Färbung jedenfalls eine Strukturfärbung, nicht aber eine vom Pigment abhängige war. Ebenso erhielt ich in Australien einen Plattschweifsittich (*Platycercus*), welcher gelb und nur am Flügelbug rot war, während normale Exemplare der Art vorwiegend grün, blau und schwarz sind und einen braunen Flügelbug haben. Hier war das schwarze Pigment nicht zur Ausbildung gelangt, sondern nur das gelbe und das rote, welches letzteres bei normalen Tieren in Gemeinschaft mit dem schwarzen die braune Färbung des Flügelbugs bedingt. Dagegen sah man sehr deutlich aus der gelben Befiederung die normale Zeichnung hervorschimmern, die auf der Struktur beruht und in Verbindung mit dem schwarzen Pigmente blau, mit dem gelben grün erzeugt.

Dass die Ausscheidung des Pigmentes an gewissen Hautstellen nicht ausschließlich von der feineren Struktur der Haut abhängt, dass also der Mechanismus Pigmentausscheidung wenigstens bis zu einem gewissen Grade unabhängig von dieser Struktur ist, kann man namentlich an manchen gescheckten Hauskatzen beobachten, und zwar sowohl an den farblosen Hautpartien dieser Tiere, als auch an den pigmentierten. Auf den letzteren heben sich die zur Ablagerung von Pigment besonders geeigneten Stellen der wilden Stammform der Hauskatze durch stärkere Pigmentierung hervor. An den dunklen Partien des gescheckten Tieres erhalten wir infolge dessen die ursprüngliche Zeichnung des Katzenfelles, dessen Struktur aber auch an manchen farblosen Stellen deutlich zu sehen ist.

Suchen wir nunmehr die Frage zu beantworten, wodurch die Sonderung weißer Hautstellen von solchen, die zur Pigmentausscheidung befähigt sind, bewirkt wird, so können wir nach allem Vorhergehenden nur sagen, dass die Intensität des Stoffwechsels an den

verschiedenen Stellen des Körpers verschieden ist, und dass an den Stellen, wo schon normalerweise ein wenig intensiver Stoffwechsel besteht, Albinismus eintritt, sobald der Pigmentausscheidungsmechanismus geschädigt ist. Nur an den Stellen lebhafteren Stoffwechsels kommt es noch zur Ausscheidung von Pigment, an den übrigen Stellen nicht. Die Schädigung kann natürlich eine mehr oder minder starke sein; deshalb ist auch die Ablagerung des Pigmentes eine mehr oder weniger ausgedehnte und unregelmäßige. Die Verteilung der Intensität des Stoffwechsels hängt aber von den Plätzen ab, welche die Zellen erhalten, und die Verteilung der Plätze kann natürlich nur durch die Struktur und den davon abhängigen Teilungsmodus der Eizelle und der aus ihr hervorgehenden Embryonalzellen bedingt sein.

Fassen wir unsere bisherigen Erörterungen zusammen, so ergibt sich das Folgende.

Von den Trägern der Pigmentvererbung hängt die Beschaffenheit des Pigmentes, insbesondere seine Färbung, ab. Das geht namentlich aus dem angeführten Züchtungsergebnisse hervor, demzufolge die Träger gelben Pigmentes durch weiße Mäuse hindurch auf die Nachkommen der Letzteren vererbt wurden und hier erst wieder zur Geltung gelangten, während sie bei den weißen Mäusen nicht zur Geltung kommen konnten. Es müssen also nicht nur die Stoffe, an welche die Vererbung der Pigmentbeschaffenheit gebunden ist, vorhanden sein, wenn Pigment erzeugt werden soll, sondern, damit das letztere auch wirklich gebildet wird, muss ein Mechanismus der aktuellen Pigmentbildung bestehen, d. h. es müssen außer den Trägern der Pigmentvererbung andere Einrichtungen vorhanden sein, von deren Beschaffenheit es abhängt, ob das Pigment wirklich gebildet werden soll oder nicht. Die scheckigen Tiere zeigen uns nun, dass bei ihnen an gewissen Hautstellen Pigment abgelagert wird, an andern aber nicht, woraus wir schließen müssen, dass an den letzteren der Mechanismus der Pigmentausscheidung geschädigt, an den ersteren dagegen noch wirksam ist. Die Träger der Pigmentvererbung sind also in den Schecken zwar vorhanden, aber das Pigment wird nicht gleichmäßig ausgeschieden. Zu dem Mechanismus der Pigmentvererbung muss also noch ein Mechanismus der Pigmentausscheidung kommen. Dieser Mechanismus liegt nun wahrscheinlich, wofür ja bekanntlich auch die histologischen Befunde sprechen, in den tieferen Hautschichten, im Corium; von der Struktur der oberen Hautschichten, der Epidermis, hängt es aber ab, auf welche Weise das in den tieferen Hautschichten zur Ausscheidung gelangende Pigment auf die einzelnen Zellen der pigmentierten Hautstellen verteilt werden soll. Zu dieser Annahme berechtigt uns das Vorhandensein gescheckter Katzen, deren pigmentierte Hautstellen die ursprüngliche Zeichnung des Katzenfelles tragen. Die feinere Struktur der Epidermis ist also unabhängig von der Pigment-

ausscheidung, aber die Ablagerung des Pigmentes ist nicht unabhängig von der feineren Struktur der Haut, sondern die einzelnen Hautstellen unterscheiden sich infolge der Verschiedenheit ihrer feineren Struktur durch die größere oder geringere Leichtigkeit, mit der sie das eine oder das andere Pigment zur Ablagerung gelangen lassen. Hierdurch entsteht die Zeichnung normaler Tiere, während die Scheckung von der Beschaffenheit des Coriums abhängt, die darüber entscheidet, ob sich überhaupt Pigment an den betreffenden Stellen ausscheiden soll oder nicht. Im Allgemeinen ist also die Zeichnung der Schecken unabhängig von der der normalen Tiere, d. h. unabhängig von der feineren Struktur der oberen Hautschichten ¹⁾.

Diesem Resultat scheint nun ein eigentümlicher Albino der Wanderratte zu widersprechen, den ich bei meinen Züchtungsversuchen mit Ratten einmal erhielt. Bei dieser vollständig weißen Wanderratte hoben sich diejenigen Hautpartien, die bei schwarz und weiß gescheckten Wanderratten das schwarze Pigment tragen, deutlich von den Stellen, die bei den Schecken ungefärbt sind, ab. Die Verteilung der verschiedenen Hautpartien war bei diesem Albino also genau dieselbe wie bei den am Kopf und an den benachbarten Teilen des Körpers, sowie auf dem Rückensstreifen schwarzen, im übrigen aber weißen, sogenannten „Kongoratten“. Wo sich bei den Letzteren das schwarze Pigment ablagert, schimmerte bei meinem merkwürdigen Albino die Haut rosig durch das spärliche Haar, sodass dieselbe Zeichnung entstand wie bei den schwarz und weiß gescheckten Ratten. Zwischen der Struktur der oberen und der Beschaffenheit der unteren pigmentbildenden Hautschichten bestehen hier also offenbar Beziehungen.

1) Bekanntlich ist das Pigment der Wirbeltiere ein Exkretionsprodukt des Körpers, das durch den Zerfall der roten Blutkörperchen gebildet wird. Man nimmt an, dass es in den meisten Fällen durch Leukocyten aus dem Corium in die Epidermiszellen transportiert wird, und zwar an den Stellen des geringsten Widerstandes. Nun ergeben allerdings Untersuchungen, die Schwalbe über den Haarwechsel des Hermelins (*Putorius erminea*) anstellte, dass das Pigment hier in den Epidermiszellen entsteht und nicht aus dem Bindegewebe eingeschleppt wird. Dieses Untersuchungsergebnis spricht aber nicht gegen unsere Annahme, dass der Mechanismus, der die Umbildung des Blutfarbstoffes zu Pigment herbeiführt, nicht der Hauptsache nach im Corium gelegen sei. Die Umbildung des Blutfarbstoffes zu Pigment wird wahrscheinlich nur stufenweise herbeigeführt. Während nun in den Fällen, wo das farbige Pigment durch Leukocyten aus dem Corium in die Epidermis transportiert wird, alle Stufen der Pigmentbildung im Corium liegen werden, wird beim Hermelin die letzte dieser Stufen, auf der erst das fertige Pigment erscheint, in die Oberhaut verlegt sein: Die Oberhaut hat die Stoffe der vorhergehenden Stufe vom Corium erhalten. — Uebrigens sind über alle bei der Pigmentbildung in Frage kommenden Punkte noch eingehende Untersuchungen anzustellen, wozu hoffentlich auch dieser Aufsatz anregen wird.

Bei den „Kongoratten“ ist also die feinere Struktur der oberen Hautschichten von der Beschaffenheit der unteren beeinflusst worden, während wilde Wanderratten bekanntlich einfarbig graubraun sind. Die Umbildung zu gescheckten Tieren hat hier nicht bloß die unteren Hautschichten, von denen, wie ich glaube, die Pigmentalablagerung abhängt, sondern auch die oberen beeinflusst, während diese Beeinflussung der oberen seitens der unteren Hautschichten bei anderen Schecken, beispielsweise bei manchen Hauskatzen noch nicht so weit gediehen ist. Bei vielen gescheckten Katzen ist die Struktur der oberen Hautschichten, die von der ursprünglichen Katzenzeichnung abhängt, noch nicht in besonders hohem Grade beeinflusst worden. Bei den Kongoratten hingegen hat der Prozess der Umbildung zu gescheckten Tieren bereits weitgehende Folgen gehabt. Wenn nun auch die Ausdehnung des Pigmentes bei den Kongoratten noch innerhalb gewisser Grenzen schwankt — es kann z. B. der Rückenstreifen gelegentlich fehlen und er kann hier schmaler, dort breiter sein — so haben wir doch nur bis zu einem gewissen Grade das Recht, die Kongoratten als Schecken zu bezeichnen, weil hier Struktur und Zeichnung bereits wieder Hand in Hand gehen, wenn auch nicht genau in derselben Weise wie bei den normalen Tieren, denn bei diesen wird durchweg in der gesamten Ausdehnung des Coriums Pigment gebildet, dessen feinere Verteilung dann von der Struktur der Epidermis abhängt. Bei den Kongoratten hingegen entsteht nur an gewissen Hautstellen Pigment, und diese Hautstellen haben, wahrscheinlich aus derselben Ursache, welche die Ablagerung des Pigments an ihnen bewirkt, weitgehende Strukturänderungen ihrer Epidermis erlitten. Bei normalen Tieren und manchen Schnecken, z. B. bei den oben erwähnten Katzen, bestehen keine so innigen Beziehungen zwischen Pigmentbildung und Epidermisstruktur wie bei den Kongoratten.

Die Frage aber, ob Haar- und Pigmentschwund, die beide in der Stammesgeschichte der Säugetiere hier und dort stattgefunden haben, nicht mitunter eine gemeinsame Ursache haben, muss bejaht werden. Es gibt zunächst Thatsachen, die zeigen, dass starke Pigmentbildung auch auf Stellen starken Haarwuchses stattfindet, dass also Pigmentbildung und Haarentwicklung oft von einer gemeinsamen Ursache beeinflusst werden müssen. Ich erinnere nur an die Muttermäler, die häufig eine starke Behaarung aufweisen, ferner an den Umstand, dass in der Umgebung der Brustwarze, in der Achselhöhle und an den äußeren Geschlechtsorganen beim Menschen, also an Stellen starker Pigmentbildung, auch ein starker Haarwuchs besteht. Ferner führe ich hier folgende merkwürdige von mir gemachte Beobachtung an. Sämtliche Individuen eines Wurfes schwarzer Mäuse waren noch zu einer Zeit, als sie schon vollständig selbständig waren, fast ebenso nackt wie neugeborene Mäuse. Nur hier und da fanden sich an ihrem

Körper einige spärliche Härchen. Was aber besonders auffällig war, war der Umstand, dass diese Mäuse wohl dunkle Augen hatten, dass aber ihre Haut ebenso rot und pigmentlos war wie bei neugeborenen Jungen gewöhnlicher weißer Mäuse. Als ich diese merkwürdigen nackten Mäuse nach einigen Tagen wieder ansah, war ihre Haut nicht mehr rot, sondern schön blau. Es hatte sich inzwischen Pigment in der Haut abgelagert. Wiederum einige Tage später begannen die Haare hervorzusprießen, und diese waren, wie die der Eltern, schwarz. Nach einiger Zeit waren die Mäuse nicht von gewöhnlichen schwarzen Mäusen zu unterscheiden. Bei ihnen war offenbar die pigmentbildende und ebenso die haarerzeugende Thätigkeit stark herabgemindert, aber nur in der Jugend. Es musste später also eine Kräftigung der betreffenden Zellen stattgefunden haben. Ich will nebenbei bemerken, dass die Mutter dieser Mäuse zeitweilig sehr spärlich behaart, dass also auch bei ihr die haarbildende Funktion der Hautzellen herabgemindert war. In einem andern Beitrag zu dieser Zeitschrift habe ich ferner den Nachweis zu führen gesucht, dass lange und dünne Haare in Degeneration begriffen sind (vergl. den Aufsatz: „Lange Krallen und Haare als Erzeugnisse der Rückbildung durch Nichtgebrauch“), und gerade solche Haare sind sehr häufig weiß. Ich brauche nur an das zarte Haar der menschlichen Albinos, sowie an das der weißen Angoraziegen zu erinnern. Ein Affe, der Guereza, hat an jeder Seite einen Streifen langer Haare, und diese Haare sind weiß. Auch möchte ich darauf hinweisen, dass schwarzhaarige Menschenrassen gewöhnlich stärkeres Haar haben als blonde. Die Arier zeichnen sich nicht nur durch Pigmentmangel, sondern auch durch langes dünnes Haar aus. Wenn nun auch nicht gelehnet werden kann, dass die Ausbildung der Haare bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Pigmentbildung ist, so ist, wie wir sehen, die Abhängigkeit der Pigmentbildung und Haarbeschaffenheit von gemeinsamen Ursachen doch immerhin eine sehr weitgehende. Pigmentmangel und Fehlen der Haare sind beides Zeichen einer Degeneration der in Betracht kommenden Hautzellen, die natürlich noch keine Degeneration des gesamten Organismus zu bedeuten braucht. Indessen will ich gern zugeben, dass hier, wie in Betreff aller in diesem Aufsätze berührter Punkte, noch weitere eingehende Untersuchungen nötig sind.

Wir sind nunmehr zur Beantwortung der Frage vorbereitet: Worin besteht das Wesen des partiellen und totalen Albinismus?

Ein geschecktes Tier ist ein solches, bei welchem die Zeichnung nicht wie bei den normalen Tieren von der Struktur der Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde, sondern von dem Umstand abhängt, dass die Lederhaut in Bezug auf den Mechanismus der Pigmentausscheidung teilweise geschädigt ist, und zwar so, dass an manchen Stellen

kein Pigment ausgeschieden wird. Diese Schädigung kann eine mehr oder minder weitgehende sein. Hat sie ihren höchsten Grad erreicht, so entstehen keine gescheckten Tiere mehr, sondern totale Albinos. Das Wesen des Albinismus und der Scheckung besteht also in einer Schädigung des Pigmentbildungsmechanismus.

Es drängt sich hier aber die Frage auf, ob nicht auch die Träger der Pigmentvererbung derartig geschädigt sein können, dass Albinismus entsteht; totaler Albinismus wenigstens könnte vielleicht an einer mangelhaften Beschaffenheit der Träger der Pigmentvererbung liegen. Indessen zeigen jene oben erwähnten Versuche mit Mäusen, dass auch Albinos ein ganz bestimmtes Pigment, das sie von ihren Eltern erhalten haben, aber nicht zur Geltung bringen können, auf ihre Nachkommen übertragen können, und deshalb wird die Ursache des totalen Albinismus nicht in einer Schädigung der Vererbungsträger des Pigmentes, sondern in einer Schädigung des Pigmentbildungsmechanismus zu suchen sein. Totaler und partieller Albinismus werden dadurch auf eine und dieselbe Ursache zurückgeführt. Der totale Albinismus ist nur die Folge einer stärkeren Schädigung des Pigmentbildungsmechanismus, als die, welche partiellen Albinismus zur Folge hat. Bei partiellem Albinismus behalten immer noch gewisse Hautpartien die Fähigkeit, den Pigmentbildungsmechanismus arbeiten zu lassen, und zwar solche, die vermöge ihrer Lage zu lebhafterem Stoffwechsel angeregt werden als die übrigen.

Was nun die Vererbung anlangt, so hängt es von den von uns sogenannten Trägern der Pigmentvererbung ab, welche Farben übertragen werden sollen. Dagegen beruht die Vererbung des Albinismus und der Scheckung auf der Vererbung eines stark, beziehungsweise eines merkbar geschädigten Pigmentbildungsmechanismus. Die Vererbung dieses Pigmentbildungsmechanismus ist unabhängig von der Vererbung der Pigmentbeschaffenheit, d. h. er ist an andere Träger gebunden als diese. Er ist in den meisten Fällen auch unabhängig von der Vererbung der feineren Struktur der Haut und ihrer Anhangsgebilde, aber gemeinsame Ursachen können sowohl die Hautstruktur als auch die Pigmentbildung beeinflussen.

Der Entwicklungsgang solcher gescheckter Tiere, wie es die „Kongoratten“ sind, Schecken also, bei denen sich die pigmentierten und die unpigmentierten Hautstellen auch durch ihre Struktur unterscheiden, aus normalen Tieren, wird etwa der folgende gewesen sein.

Infolge irgend welcher schädigender Einflüsse wurde zunächst der Mechanismus der Pigmentbildung gestört, anfänglich in geringem Grade. Infolge dessen entstanden an einzelnen kleinen Hautstellen weiße Flecke, weil hier, bedingt durch die Lage dieser Stellen, schon normaler Weise die Hautthätigkeit eine weniger intensive war, als an andern Stellen. Infolge zunehmender Schädigung des Pigmentbil-

dungsmechanismus dehnten sich diese weißen Stellen allmählich aus, bis zuletzt nur noch an solchen Stellen Pigment abgelagert wurde, wo die Hautthätigkeit am stärksten war. Die Ausdehnung dieser Stellen blieb eine einigermaßen konstante. Die Ablagerung des Pigmentes an diesen Stellen hing nun zwar von der Beschaffenheit der tieferen Hautschichten ab und war zunächst unabhängig von der feineren Struktur der Haut, die bei normalen Tieren die Zeichnung, d. h. die Pigmentverteilung bedingt. Aber nach und nach gewannen die tieferen Hautschichten auch einen Einfluss auf die oberen, wodurch deren Struktur allmählich verändert wurde, sodass sich die Pigmentverteilung eng an die Verschiedenheiten der Hautstruktur anschloss. In der Mitte zwischen normalen Tieren und solchen Tieren, bei denen wie bei den Kongoratten wieder ein Gleichgewicht zwischen Struktur und Pigmentverteilung hergestellt ist, stehen unter andern manche gescheckte Katzen, bei denen die Pigmentbildung auf gewisse Körperstellen beschränkt ist, diese Stellen aber doch solche Unterschiede in der Pigmentablagerung aufweisen, wie sie von der die normale Zeichnung bedingenden Struktur des Katzenfelles abhängen. Die Struktur der Oberhaut wird also schwerer geändert als die von der Beschaffenheit des Corium abhängige Pigmentverteilung, aber sie folgt den Veränderungen des Corium allmählich nach. Hautstellen, die zunächst pigmentlos geworden sind, unterscheiden sich später auch in Bezug auf ihre Struktur von den pigmentierten Hautstellen. Auf diesem Wege wird allmählich eine neue konstante Zeichnung herangebildet.

Schon vor Jahren betonte Eimer, dass die Abänderungen, welche die Hauskatze in Bezug auf ihre Zeichnung erlitten habe, durchaus nicht völlig regellos sei, sondern dass sie gewisse Grundlinien innehielte. In noch viel höherem Maße gelte dies für die Haushunde, bei denen sich gleichfalls eine neue bestimmte Richtung der Entwicklung zeige. An Stelle der alten ererbten Zeichnung der wilden Vorfahren träten bei den Haushunden zunächst die Anfänge anderer Färbungen und einer neuen Fleckenzeichnung auf, und zwar nach bestimmten Gesetzmäßigkeiten. Die Hunde würden zwar an scheinbar ganz verschiedenen, in Wirklichkeit aber doch an ganz bestimmten Stellen des Körpers dunkel und dazwischen hell oder weiß gefleckt. Diese Veränderungen führt Eimer mit Recht auf die Einflüsse der Domestikation zurück. Für uns ist es aber von besonderer Wichtigkeit, dass dieser um die Lehre von der Färbung und Zeichnung der Tiere so hochverdiente Forscher den Nachweis erbracht hat, dass die scheinbar regellose Scheckung der Haushunde sich eng an die Struktur des Körpers anschließt, oder, wie wir uns ausgedrückt haben, dass die Pigmentierung, beziehungsweise Pigmentlosigkeit bestimmter Hautstellen der Haushunde Funktion des Ortes dieser Stellen ist. Das gilt aber nicht nur für die Hunde, sondern für alle gescheckten Haustiere überhaupt.

Der Mechanismus der Pigmentbildung ist bei den Schecken an gewissen Hautpartien gestört. Bei den totalen Albinos ist er dermaßen geschädigt, dass in der Haut dieser Tiere überhaupt kein Pigment mehr abgelagert wird. Bei den totalen Albinos haben also die nicht pigmentierten Hautstellen die größtmögliche Ausdehnung erlangt. Albinos können nun zwar plötzlich entstehen, d. h. normale Eltern können plötzlich einen Albino erzeugen, aber bei manchen Haustieren wird die Entstehung weißer Individuen darauf zurückzuführen sein, dass die Vorfahren der letzteren zunächst an kleineren Hautstellen weiß wurden, und dass diese Hautstellen sich bei den Nachkommen allmählich vergrößerten, bis sie die größtmögliche Ausdehnung erlangt hatten, d. h. bis überhaupt keine pigmentierten Hautstellen übrig geblieben waren. Der totale Albinismus ist demnach eine Steigerung des partiellen Albinismus. Beide sind nur dem Grade nach verschieden. Die Albinos sind nur weiter ausgebildete Schecken. Bei diesen sowohl als bei jenen ist der Mechanismus der Pigmentbildung gestört, bei den einen weniger, bei den anderen mehr. Bei totalen Albinos wird überhaupt kein Pigment mehr gebildet, bei Schecken nur noch an den durch ihre Lage vom Stoffwechsel begünstigten Körperstellen.

Wenn der Albinismus, wie wir annehmen müssen, auf bestimmten Schädigungen der Eizelle oder der aus ihr sich entwickelnden Zellen beruht, so entsteht die Frage, welche Ursachen derartige Schädigungen herbeiführen können, und auf welche Stufe der Keimesentwicklung diese Ursachen einwirken. Es ist unter andern die Frage zu beantworten, wodurch ein plötzliches Auftreten des Albinismus herbeigeführt wird.

Die Ursache des Albinismus ist in manchen Fällen in einer Schädigung der Samendrüsen der Eltern der Albinos zu suchen, und zwar entweder des mütterlichen Eierstockes oder des väterlichen Hodens. Es braucht aber wohl nicht die ganze Samendrüse geschädigt zu sein. Noch weniger braucht sich die Schädigung auf die beiden Samendrüsen eines Individuums zu erstrecken, wofür folgende Beobachtung angeführt werden mag. Im zoologischen Garten zu Dresden hat zu wiederholten Malen, und, soweit mir bekannt, bei jedem Wurf ein dort gepflegtes Pärchen von Kragenbären (*Ursus tibetanus*) ein normales und ein Albinojunges erzeugt. Hier ist offenbar der eine mütterliche Eierstock derartig geschädigt, dass aus den in ihm sich entwickelnden Eizellen Albinos werden müssen, während der andere Eierstock normal ist. Dass die Ursache des Albinismus eines Teils der im Dresdener zoologischen Garten geborenen Kragenbären an der Mutter und nicht am Vater liegt, geht aus der Ueberlegung hervor, dass, falls etwa der eine der väterlichen Hoden geschädigt wäre, es doch höchst unwahrscheinlich sein würde, dass in das eine von der Mutter erzeugte Ei immer ein Spermatozoon des normalen, in

das andere dagegen immer eines des abnormen Hodens eingedrungen wäre. Da aber die Kragenbärenwürfe in Dresden immer aus einem normalen und einem Albinojungen bestanden, so können wir nicht annehmen, dass die Ursache am Vater liegt, weil die Wahrscheinlichkeit, dass jedesmal ein Spermatozoon aus jedem Hoden zur Befruchtung eines Eies gelangte, viel zu gering ist. Die Dresdener Kragenbärenwürfe scheinen mir deshalb von großer Bedeutung zu sein, weil sie sich nicht gut anders erklären lassen als durch die Annahme, dass der eine der mütterlichen Eierstöcke geschädigt worden war, der andere aber nicht. In ähnlicher Weise werden wohl andere Fälle des plötzlichen Auftretens von Albinismus zu deuten sein. Was aber in solchen Fällen die Schädigung der Samendrüsen herbeigeführt hat, wissen wir nicht.

Ueber die Ursachen des Albinismus und der Scheckung gewinnen wir vielleicht einigen Aufschluss, wenn wir Veränderungen in der Menge und Beschaffenheit des Pigmentes zu erklären suchen, sei es, dass es sich dabei um eine Stärkung oder um eine Abschwächung der Pigmentbildung handelt.

Es wird gesagt, dass psychische Ursachen auf das Ergrauen von Haaren Einfluss haben, und ich halte es für möglich, dass es sich dabei um Einwirkungen bestimmter Stoffe auf den Pigmentbildungsmechanismus handelt. Ich denke dabei an die von Gustav Jaeger vorgebrachten Thatsachen und Theorien über die Bedeutung der von den Tieren erzeugten Duftstoffe. Es kann meiner Ansicht nach gar keinem Zweifel unterliegen, dass es Lust- und Unluststoffe gibt, d. h. dass bei Vorgängen, welche eine Lustempfindung zur Folge haben, andere Stoffe abgesondert werden, als bei Unlust erzeugenden Prozessen, und es ist möglich, dass die bei letzteren abgesonderten Stoffe schädigend auf die Pigmentbildung einwirken. Jedoch ist es auch möglich, dass das Nervensystem in anderer Weise auf die Pigmentbildung einwirkt. Wir wissen, dass psychische Einflüsse bei dem Farbenwechsel mancher Tiere, z. B. des Chamäleons, eine große Rolle spielen. Hierbei handelt es sich allerdings nicht um die Produktion des Pigmentes, sondern um die Ausdehnung, beziehungsweise Zusammenziehung der pigmentführenden Zellen. Aber es muss auch untersucht werden, ob das Nervensystem nicht auch die Pigmentbildung selbst beeinflussen kann. Mir scheint dieses um so wahrscheinlicher, wenn ich an manche an Tieren beobachtete Vorgänge denke. So wird z. B. der Schnabel des Kernbeissers (*Coccothraustes coccothraustes*), der für gewöhnlich fleischfarben ist, zur Paarungszeit blau, was nur daher kommen kann, dass in ihm ein die blaue Färbung verursachendes Pigment, das nach der Brutzeit wieder zurückgebildet wird, zeitweilig zur Ablagerung gelangt. Dass die Paarungszeit aber eine Zeit starker psychischer Erregung ist, ist ja allgemein bekannt. Ich erinnere ferner daran,

dass Hänflinge (*Acanthis cannabina*), die zur Paarungszeit eine rote Brust und einen roten Scheitelfleck erhalten, in der Gefangenschaft, die natürlich deprimierend auf die Seelenvorgänge der Vögel einwirkt, die rote Färbung nicht bekommen.

Licht auf die Ursachen, welche die Erzeugung und Ablagerung des Pigmentes bedingen, dürfte das Studium von Veränderungen der Färbung eines Tieres während seines Lebens werfen, namentlich wenn es sich um abnorme Vorkommnisse handelt. Ich habe einen Stieglitz (*Carduelis carduelis*) gesehen, der, wenn ich nicht irre, 12 Jahre lang im Käfig gehalten, und, wie mir versichert wurde, erst im Alter einen nahezu weißen Kopf bekommen hatte. Es dürfte sich hierbei um eine Schwächung der in Betracht kommenden Zellen, herbeigeführt durch langjähriges Gefangenleben handeln. Andererseits erzählte mir ein durchaus glaubwürdiger Präparator von einem Albino des Buchfinken (*Fringilla coelebs*), der bei der Mauserung seine normale Farbe wieder erhielt. Bei diesem Tiere muss, obwohl es in Gefangenschaft lebte, eine Kräftigung der pigmenterzeugenden Zellen erfolgt sein. Ähnliche Vorgänge habe ich an Mäusen beobachtet. Gelbe Mäuse, bei denen, da sie mitunter rote Augen haben, sicher eine Abschwächung der Pigmenterzeugung stattgefunden hat, können, wenn sie älter werden, graugelb werden, d. h. die Intensität der Pigmentbildung wird bei ihnen im Laufe des Lebens eine stärkere. Umgekehrt können aber gelbe Mäuse, die von vornherein einen starken grauen Anflug, besonders auf dem Rücken haben, im Laufe der Zeit auch vollständig gelb werden. Eine periodische Einstellung der Pigmenterzeugung und Pigmentablagerung bewirkt, dass die Haare vieler Säugetiere geringelt werden. Bei solchen Tieren sind die Haare abwechselnd hell und dunkel gefärbt, wie es auch bei den Stacheln der Stachelschweine der Fall ist. Hier wechselt eine Periode starker Pigmentbildung mit einer Zeit, wo keine Pigmenterzeugung stattfindet, ab, und die Aufgabe der Forschung wird es sein, die Ursachen dieser Periodizität der Pigmentablagerung zu ergründen. Für die in diesem Aufsätze behandelten Fragen kommt auch der periodische Albinismus einer Anzahl von Säugetieren in Betracht. Bekanntlich sind bei uns Wiesel (*Putorius vulgaris*) und Hermelin (*Putorius erminea*) im Sommer dunkel, im Winter aber weiß gefärbt. Ich habe nun während des Winters ein Wiesel in einem geheizten Raume gehalten, und bei diesem Tiere trat die weiße Färbung nicht ein. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die winterliche Kälte etwas mit dem Eintritt der weißen Winterfärbung bei den genannten und andern Tieren, beispielsweise beim Eisfuchs (*Vulpes lagopus*), zu thun hat. In welcher Weise sie aber wirkt, muss fernerer Untersuchungen vorbehalten bleiben. Möglich, dass sich dabei ein Einfluss des Nervensystems, wie man es bereits vermutet hat, ergeben wird.

So viel ist sicher, dass das Licht, und vielleicht auch die Wärme, bei der Pigmenterzeugung eine große Rolle spielen. Junge Flachfische (Pleuronectiden), die normaler Weise gleich den erwachsenen auf der Unterseite pigmentlos sind, lagern auf dieser Seite Pigment in großen Flecken ab, wenn sie in Glasgefäßen gehalten werden, die mittels eines Spiegels von unten beleuchtet wurden, und der Olm (*Proteus anguineus*), dessen Haut normaler Weise pigmentlos ist, erhält eine starke graue Färbung, wenn man ihn Monate lang in Glasgefäßen, die dem Licht ausgesetzt sind, hält, wie ich es wiederholt bei von mir gehaltenen Olmen beobachtet habe. Die Pigmentlosigkeit des Olms ist also sicher eine Folge seines Aufenthaltes in dunklen Höhlen, und dasselbe wird von andern Höhlentieren gelten. Die Goldfische sind bekanntlich Abkömmlinge einer in Ostasien wild lebenden, mit unserer Karausche (*Carassius carassius*) nächst verwandten Art. Dass bei ihnen die gelbe oder rote Färbung und der häufige partielle oder totale Albinismus Ursache des Lebens in der Gefangenschaft ist, möchte ich aus folgender Beobachtung schließen. Ich erhielt vor mehreren Jahren eine Anzahl von Karauschen unserer gewöhnlichen deutschen Art und setzte sie in eines der ziemlich dunklen Becken des Aquariums im zoologischen Garten zu Frankfurt a./M. Unter diesen verlor nun ein Exemplar sein dunkles Pigment, und im Verlaufe von 2 oder 3 Jahren war aus diesem Fische ein Goldfisch geworden. Merkwürdig war dabei der Umstand, dass bei diesem Exemplar auch die Augen angefangen hatten, aus dem Kopfe hervorzutreten, ähnlich, wie wir es bei den sogenannten Teleskopfischen, einer Rasse der Goldfische, beobachten. Auch ein anderes Exemplar blüßte seine dunkle Färbung bis zu einem gewissen Grade ein. Indessen war die Veränderung hier viel weniger auffällig, als bei dem erstgenannten Exemplar. Was nun die Ursache der Umwandlung dieser Karausche zu einem Goldfische war, ob sie lediglich durch den ungünstigen Einfluss des Gefangenlebens, oder durch die mangelhafte Beleuchtung, oder auch durch beides zusammen bedingt wurde, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls handelt es sich aber um ein Individuum, dessen pigmenterzeugende Thätigkeit stark herabgesetzt war.

Die Färbung der Goldfische ist bekanntlich erblich. Es fragt sich nun, ob es sich hier und anderswo um eine Vererbung erworbener Eigenschaften handelt, oder ob die Färbung der Goldfische entstanden ist durch direkte Beeinflussung der Keimzellen. Die angeführten Experimente über abnorme Pigmentbildung bei Olmen und jungen Flachfischen machen es wahrscheinlich, dass erbliche Abschwächung der Pigmentbildung, in vielen Fällen wenigstens, auf einer Vererbung erworbener Eigenschaften beruht. Wie eine Veränderung der Formen einzelner Organe durch direkte äußere Einflüsse oder durch einen veränderten Gebrauch auf die Keimzellen übertragen

werden kann, habe ich in meinem Buche „Gestaltung und Vererbung“, und in meinem Aufsätze über „Die Vererbung erworbener Eigenschaften“ (Biol. Centralblatt, 1894, Nr. 14 u. 15) gezeigt, und wer sich die Mühe nimmt, sich in meine Gemmarientheorie hineinzudenken, der wird finden, dass eine erbliche Uebertragung erworbener Formveränderungen nicht zu den Dingen, welche man sich nicht vorstellen kann, gehört. Leichter als die erbliche Uebertragung erworbener Formenveränderungen ist aber noch die einer infolge von äußeren Ursachen abgeschwächten oder verloren gegangenen Pigmentbildung zu verstehen. Bei Tieren, wo, wie es bei den Vorfahren des Olms der Fall gewesen sein muss, die normale Ausbildung des Pigmentes von genügender Beleuchtung abhängt, führt mangelhafte Beleuchtung oder das Aufhören der Beleuchtung eine Veränderung des Chemismus der Pigmenterzeugung herbei. Die chemischen Vorgänge, die bei der Bildung von Pigment eine Rolle spielen, und nur stattfinden können, wenn genügende Beleuchtung vorhanden ist, werden bei dem Fehlen von Beleuchtung oder bei ungenügender Beleuchtung verändert. Von dieser Veränderung des Chemismus werden zuerst zwar nur die nächstbeteiligten Zellen betroffen, allein der veränderte Stoffwechsel dieser Zellen kann nicht ohne Einfluss auf die benachbarten Zellen bleiben, und muss sich allmählich im ganzen Körper fühlbar machen, indem von Zelle zu Zelle eine Veränderung des Chemismus stattfindet. Davon müssen auch die Keimzellen betroffen werden, und es ist sehr wohl denkbar, dass sie in der Weise abgeändert werden, dass bei den Tieren, die sich aus ihnen entwickeln, eine schwächere Pigmenterzeugung stattfindet.

Die von mir berührten Thatsachen über Pigmentbildung beim Olm und an der Unterseite von Flachfischen, sowie über die Entstehung eines Goldfisches aus einer Karausche legen die Frage nahe, ob die Haustiere nicht deshalb ihr Pigment eingebüßt haben, weil sie in dunkeln Ställen gehalten werden. Bekanntlich gibt es scheckige und pigmentarme Tiere unter den Pferden, Rindern, Schafen, Ziegen, Hunden, Katzen, Enten, Gänsen, Tauben und manchen andern Arten von Haustieren. Dass diese in Folge der Domestikation pigmentarm geworden sind, lässt sich wohl nicht bestreiten. Aber ob mit ihrem Mangel an Pigment die Dunkelheit der Ställe etwas zu thun hat, ist eine Frage, die sich nicht so leicht beantworten lässt. Immerhin wäre diese Frage möglicherweise zu bejahen. Indessen bleibt es auch dann noch fraglich, ob die Dunkelheit der Ställe allein am Pigmentverlust schuld ist, und außerdem leben ja manche Tiere nicht viel in Ställen. Das gilt namentlich von den Enten, Gänsen und Tauben, ebenso von den Hühnern, die sich jahraus jahrein während des Tages draußen herumtreiben. Enten und Gänse bringen häufig auch die Nächte im Freien zu. Trotzdem sind sie vielfach pigmentarm geworden. Ich glaube eher, dass der Fortfall dessen, was ich konstitutionelle

Zuchtwahl genannt habe, Schuld an der mehr oder minder großen Pigmentlosigkeit der Haustierte ist. Die Haustierte sind nicht annähernd den gleichen Gefahren ausgesetzt, wie die freilebenden Tiere. Was unter diesen nicht in jeder Beziehung den Ansprüchen, die durch die Lebensbedingungen an die Tiere gestellt werden, gewachsen ist, muss zu Grunde gehen. Die Haustierte indessen, die für den Menschen wertvoll sind, werden möglichst gehegt und gepflegt und vor schädigenden Einflüssen geschützt. Sie brauchen vor allen Dingen während der ungünstigen Jahreszeit keinen Hunger zu leiden. Sie finden auch Schutz vor Kälte, vor schädigender Nässe, vor allzustarker Einwirkung des Sonnenscheins und dergleichen mehr. Kurzum, die gute Pflege lässt auch solche Individuen überleben, die als freilebende Tiere dem Kampfe ums Dasein, der konstitutionellen Zuchtwahl, die nur die Individuen mit starker Konstitution auswählt, zum Opfer fallen würden. Deswegen muss aber bei Haustieren notwendigerweise eine Schwächung der Konstitution nicht selten vorkommen, und diese hat, wie ich weiter oben ausgeführt habe, wahrscheinlich viel mit lokalem und totalem Albinismus zu thun.

Möglicherweise ist auch die in vielen Fällen bis zu einem beträchtlichen Grade geübte Inzestzucht, die Zucht in mehr oder minder naher Blutsverwandtschaft, von schädigendem Einflusse auf die Pigmentbildung. Die Inzestzucht hat ja auch Schädigung der Konstitution zur Folge. Das wissen wir aus vielen einschlägigen Versuchen, und wahrscheinlich wirken sowohl die Inzestzucht als auch der Fortfall der konstitutionellen Auslese zusammen, um die Pigmentbildung bei den Haustieren herabzusetzen. So viel ist wenigstens sicher, dass Kreuzung, d. h. geschlechtliche Verbindung, von nicht verwandten und einander nicht sehr ähnlichen Tieren, nicht nur Festigung der Konstitution, sondern auch erhöhte Pigmentbildung zur Folge hat. Dass die Konstitution von Kreuzungstieren in der Regel eine sehr kräftige ist, und zwar dann, wenn die Tiere weder zu sehr von einander verschieden, noch einander zu ähnlich waren, beweisen die zahllosen Versuche der Tierzüchter. Dass die Kreuzung aber auch von günstigem Einfluss auf die Pigmentbildung ist, habe ich gleichfalls durch sehr viele Kreuzungsversuche in Erfahrung gebracht. Ich habe bereits oben erwähnt, dass blau- und weißgescheckte Tanzmäuse, gepaart mit gewöhnlichen weißen Mäusen, einfarbige graue oder einfarbige schwarze Junge ergeben, die höchstens einen ganz kleinen weißen Fleck, den man einen Punkt nennen könnte, zeigen. Graue Mäuse erhält man auch, wenn man blau- und weißgescheckte Mäuse, die nicht tanzen, mit weißen Mäusen paart. Aus der Paarung von totalen Albinos mit Schecken, deren Pigment in geringem Grade entwickelt ist, entstehen also normale oder sogar noch stärker als normale Individuen pigmentierte Tiere. Schwarze oder graue einfarbige

Mäuse erhält man auch, wenn man schwarz- und weißgescheckte Tanzmäuse oder schwarz- und weißgescheckte gewöhnliche Mäuse mit weißen paart. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die Scheckung durch die Kreuzung beseitigt wird. Bei der Kreuzung von verschiedenen Rassen anderer Tiere habe ich ähnliche Resultate erhalten. Ich paarte, wie schon oben erwähnt, eine südamerikanische Nackthündin mit einem Dalmatiner. Die haarlose Hündin war grau pigmentiert, und die Dalmatinerrasse wird, wie gleichfalls schon oben bemerkt wurde, von Hunden gebildet, die auf weißem Grunde zahlreiche kleine runde schwarze Flecke haben. Aus dieser Kreuzung erhielt ich neben zwei Jungen, die der Mutter glichen, zwei behaarte und der Hauptsache nach schwarze Junge, von denen das eine eine ähnliche braune Zeichnung trug, wie wir sie bei schwarzen Dachshunden antreffen, während das andere weiße Pfoten hatte, im Uebrigen aber schwarz war. Es war also auch hier infolge der Kreuzung eine stärkere Pigmentbildung eingetreten. Aus der Paarung eines Mufflonbockes mit einem schwarz- und weißgescheckten Kamerunschafe erhielt ich ein ungeschecktes Lamm, das in seiner Haarfärbung an den Mufflon erinnerte, aber sehr viel dunkler war. Man hätte es beinahe als schwarz bezeichnen können. Die schon weiter oben erwähnten siamesischen Katzen haben eine ziemlich hell isabellfarbige Körperbedeckung, deren Färbung aber am Kopf, am Schwanz und an den Beinen ein ziemlich dunkles Braun ist. Eine solche Katze paarte ich mit einem Maltakater, also mit einem Männchen von einer Rasse, die sich durch einheitliche, über den ganzen Körper gehende schieferblaue Färbung auszeichnet. Sämtliche Junge, die aus dieser Paarung hervorgingen, waren einfarbig schwarz. Diesen Mitteilungen muss ich jedoch hinzufügen, dass Kreuzung verschiedener Rassen nicht immer stärkere Pigmentierung zur Folge hat. Die eben erwähnte Siamkatze habe ich später mit einem einfarbig weißen Angorakater gepaart, und aus dieser Kreuzung erhielt ich einfarbig weiße Junge, die nur an der Stirn verschwindend kleine schwarze Flecken zeigten und sich auch später nicht dunkler färbten, während die echten Siamkatzen, die gleichfalls weiß geboren werden, später natürlich ihre normale Färbung erhalten. Ich paarte auch einen einfarbig weißen Kabylenstutz mit einem weiblichen Fuchshunde, der braun- und weißgescheckt war, und die Jungen glichen inbezug auf ihre Färbung und Zeichnung der Mutter. Wenn in diesem Falle auch kein stärkerer Pigmentmangel eingetreten war, als bei den Eltern, so war die Pigmentbildung doch auch keine lebhaftere geworden.

Aus den mitgeteilten Thatsachen geht wenigstens so viel hervor, dass das Haustierleben schädigend auf die Pigmentbildung einwirkt, dass aber Kreuzung verschiedener, mehr oder minder pigmentarmer Rassen, wenn auch nicht immer, so doch häufig normale oder sogar noch mehr als normale Pigmentbildung herbeiführt.

An dieses Ergebnis dürfen wir wohl die Frage knüpfen, ob nicht auch bei freilebenden Tiere solcher Gegenden, wo eine Abschwächung der Konstitution infolge von Inzestzucht zu vermuten ist, Pigmentarmut eintreten kann. Dafür, dass dieses nicht unwahrscheinlich ist, glaube ich ein Beispiel anführen zu können. Die Tiere auf Inseln leben bis zu einem gewissen Grade in Inzestzucht, was namentlich von größeren, nur in beschränkter Individuenzahl vorkommenden Tieren, beispielsweise von nicht ganz kleinen Säugetieren, gelten wird. Zu diesen Arten gehört der Vari (*Lemur varius*) auf Madagaskar, eine der größten Halbaffenarten, der schwarz und weiß, oder rot und weiß gefärbt ist. Die Verteilung der Farben auf die beiden Körperhälften ist zwar eine bilateral-symmetrische, aber aus dem Umstande, dass an Stelle des Pigmentes der schwarzen Hautpartien auch rotes Pigment treten kann, dürfen wir schließen, dass die pigmentbildende Thätigkeit des Vari schon mehr oder minder gelitten hat. Zu diesem Schlusse sind wir umsomehr berechtigt, als die Verteilung von schwarz und weiß, beziehungsweise von rot und weiß beim Vari eine von Individuum zu Individuum wechselnde ist. Es gibt Varis, die nahezu weiß, und solche, die nahezu schwarz oder rot sind. Die Ausdehnung der pigmentierten Hautstellen ist also eine bei verschiedenen Individuen sehr verschiedengroße, wie wir es ebenso bei den gescheckten Haustieren finden. Wallace hat darauf aufmerksam gemacht, dass Vögel, welche Inseln bewohnen, öfters weiß sind, während ihre Verwandten auf den Kontinenten pigmentiert sind. Möglicherweise ist auch die weiße Färbung der betreffenden Inselvögel auf Zucht in ziemlich enger Blutsverwandtschaft zurückzuführen. Wenn diese Vermutung vielleicht auch unbegründet ist, so scheint es mir doch zweifellos zu sein, dass mangelhafte Pigmentbildung auf eine Schädigung der Konstitution zurückzuführen ist.

Eine Frage die unser Thema berührt, ist die, ob die Färbung und Zeichnung des Vaters oder die der Mutter bestimmend für die Färbung der Jungen ist. Herr Johann von Fischer hat früher die Behauptung aufgestellt, dass die Jungen von Wanderratten inbezug auf Färbung und Zeichnung stets dem Vater gleichen. Aus meinen Zuchtversuchen mit Wanderratten hat sich dieses Resultat nicht ergeben, und vollends zeigen meine Versuche bei Mäusen, dass keines der Geschlechter einen bestimmenden Einfluss auf Färbung und Scheckung der Jungen hat. Junge Männchen können sowohl dem Vater, als auch der Mutter inbezug auf Färbung und Zeichnung gleichen, vorausgesetzt, dass sie überhaupt so gefärbt und gezeichnet sind, wie eins der Eltern. Dasselbe gilt von jungen Weibchen. Eine andere Frage ist es freilich, ob nicht ein bestimmtes Geschlecht Vorliebe für eine bestimmte Zeichnung und Färbung hat. Was die freilebenden Tiere anlangt, so müssen wir diese Frage bejahen. Denn bekanntlich sind die Färbungs-

und Zeichnungscharaktere bei sehr vielen Tierarten nach den Geschlechtern verschieden. Ähnliches gilt auch, wenn auch in geringerem Grade, für solche Haustierrassen, deren Stammart beim Männchen eine andere Färbung und Zeichnung aufweist, als beim Weibchen. Aber auch von Haustieren, bei deren Stammart Männchen und Weibchen gleich gefärbt sind, kann dennoch insofern ein Unterschied bestehen, als bestimmte Färbungskombinationen bei dem einen Geschlecht weniger leicht auftreten, als bei dem andern. Ich erinnere an die Thatsache, dass vierfarbige Katzen, nämlich Katzen, welche weiß-, schwarz-, gelb- und graugescheckt sind, in den allermeisten Fällen weiblichen Geschlechts sind.

Ich möchte auch die Frage, wie viel verschiedenartige Pigmente bei gescheckten Tieren zu gleicher Zeit vorkommen und vererbt werden können, noch kurz berühren.

Wenn man etwa blaue und gelbe Mäuse mit einander paart, so erhalten die Jungen natürlich pigmentbildende Substanzen von beiden Eltern. Aber bei meinen Züchtungsversuchen habe ich beobachtet, dass aus solchen Paarungen verhältnismäßig viel gelbe Mäuse hervorgehen, was ich mir durch die Annahme erkläre, dass gelbes Pigment leichter gebildet wird und sich eher Geltung verschaffen kann, als andersfarbiges Pigment. Diese Annahme wird auch durch die Thatsache begründet, dass gelb- und weißgescheckte Mäuse das Gelb in der Regel in viel größerer Ausdehnung zeigen als das Weiß. Gelb- und weißgescheckte Mäuse sind in der Regel als gelbe Mäuse mit kleinen weißen Abzeichen zu charakterisieren, während andersfarbige Schecken ebenso oft ausgedehntere weiße Körperstellen aufweisen, als gefärbte. Gelb gelangt also zweifellos leichter zur Ablagerung als andere Pigmente. Ob es sich hierbei um ähnliche Dinge handelt, wie bei den Beobachtungen, die Professor Goppelsroeder in Mühlhausen i. E. über Kapillaranalyse gemacht hat, lasse ich dahin gestellt sein. Goppelsroeder (vergl. dessen Schrift „Ueber Capillar-Analyse etc.“. Wien, Sep.-Abdr. aus den Mitt. der Sektion f. chem. Gewerbe des k. k. technol. Gewerbe-Museums) zeigte, dass Fließpapierstreifen, die mit einem Ende in ein Gemisch von Lösungen verschiedener Farben eingetaucht wurden, die verschiedenen Lösungen bis zu verschiedenen Höhen aufsaugten, so dass an den senkrecht hängenden Streifen verschieden gefärbte Zonen sichtbar wurden. Ich wollte es nicht unterlassen, wenigstens auf die von Goppelsroeder mitgetheilten Thatsachen hinzuweisen.

Schwarz und Grau entsteht bei Mäusen und wohl auch bei manchen andern Tieren dadurch, dass verschiedene Pigmente gleichzeitig in den Haaren abgelagert werden, was aus der von mir ermittelten Thatsache hervorgeht, dass die Paarung verschieden gefärbter aber nicht grauer oder schwarzer Mäuse in der Regel Junge mit schwarzer

oder grauer Färbung erzeugt. In solchen Mäusen sind also gleichzeitig verschiedene Pigmentbildner vorhanden, trotzdem die Mäuse einfarbig grau oder einfarbig schwarz, oder grau und weiß, beziehungsweise schwarz und weiß gefleckt sind. Hier habe ich nun auf einen merkwürdigen Umstand hinzuweisen. Mäuse unterscheiden sich nämlich dadurch von Meerschweinchen, dass bei den letzteren dreifarbige Tiere sehr häufig, ja sogar die Regel sind, während ich wenigstens, trotz meiner zahllosen Kreuzungen verschieden gefärbter Mäuse, niemals dreifarbige Mäuse erhalten habe. Meine Mäuse waren entweder schwarz, grau, braun, gelb, blau, fahl oder weiß, oder sie waren weiß- und farbig gescheckt, und die pigmentierten Stellen zeigten dann nur eine der genannten Farben. Meerschweinchen sind aber in der Regel gelb-, weiß- und schwarzgescheckt. Wenn wir nun annehmen, dass die schwarze Färbung bei den Meerschweinchen einer Mischung verschiedener Pigmente zu danken ist, so gelangen wir zu dem Ergebnisse, dass bei Mäusen, die von ihren Eltern verschiedene Pigmentvererbungsträger erhalten haben, an allen gefärbten Körperstellen entweder eine Pigmentmischung oder ein Ueberwiegen des einen Pigmentes eintritt, dass bei Meerschweinchen dagegen an der einen Stelle Pigmentmischung besteht, während an einer andern nur ein Pigment in den Haaren vorhanden ist. Außer Schwarz und Gelb finden wir bei den Meerschweinchen auch noch eine fahle Färbung, und man könnte vielleicht annehmen, dass die schwarzen Stellen einer Mischung fahlen und gelben Pigmentes zu danken sind. Man sollte demnach erwarten, dass es auch Meerschweinchen geben müsste, die schwarz-, weiß-, fahl- und gelbgescheckt sind. Dergleichen Meerschweinchen habe ich indessen niemals beobachtet. Meine Meerschweinchen waren entweder einfarbig weiß, oder sie waren schwarz und weiß, oder fahl und weiß, oder gelb und weiß, oder schwarz, weiß und gelb, oder fahl, weiß und gelb, jedoch niemals weiß, schwarz und fahl, oder nur schwarz und fahl gescheckt. Auch schwarz- und gelbe Meerschweinchen ohne weiß habe ich niemals beobachtet. Außer den genannten Färbungen kommen nun aber auch noch Tiere vor, die in ihrer Färbung denen der wildlebenden Stammform des Meerschweinchens ähneln, d. h. eine braun- und schwarz-mellierte Färbung zeigen, die indessen von weißen Flecken unterbrochen ist. Einfarbige Meerschweinchen, wie sie im Jardin des Plantes in Paris gezüchtet werden sollen, habe ich, weiße ausgenommen, nicht beobachtet. Aus den mitgeteilten Thatfachen geht nun hervor, dass zwar bei den Meerschweinchen das gelbe Pigment neben dem fahlen auftreten kann, dass aber fahl und schwarz keinen Platz neben einander finden. Offenbar unterscheiden sich die verschiedenen Körperpartien der Meerschweinchen durch die Leichtigkeit, mit welcher sie das eine oder das andere Pigment, oder eine Mischung zweier verschiedener Pigmente zur Ablagerung gelangen lassen.

Ueber die Ursache dieses Verhaltens und des noch merkwürdigeren Umstandes, dass es dreifarbiges Meerschweinchen aber nur zweifarbiges Mäuse gibt, will ich keine Vermutungen aussprechen. Hier liegen Fragen vor, die mir noch weniger leicht lösbar erscheinen als die, mit welchen wir uns in diesem Aufsätze beschäftigt haben. Ueber alle berührten Punkte sind noch zahlreiche fernere Untersuchungen nötig; deshalb habe ich den Aufsatz geschrieben; denn ich wollte gern auf ein Gebiet hinweisen, das für die entwicklungsmechanischen und vererbungstheoretischen Fragen der Gegenwart von hervorragender Bedeutung ist und eine Fülle interessanter Untersuchungen und wertvoller Resultate, die auch für eine ursächliche Begründung der Stammesgeschichte von Wichtigkeit sein werden, in Aussicht stellt.

E. Loew, Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europa sowie Grönlands.

Systematische Zusammenstellung des in den letzten zehn Jahren veröffentlichten Beobachtungsmaterials. Stuttgart, Enke, 1894. 8°. 424 S.

Seit Hermann Müller die blütenbiologische Forschung wieder belebte, sind äußerst zahlreiche Untersuchungen dieser Art veröffentlicht worden, deren Beherrschung selbst dem Fachmanne sehr erschwert war, weil sie in sehr verschiedenen deutschen, englischen, italienischen, dänischen, skandinavischen, belgischen u. s. w. Zeitschriften erschienen waren. Dem Verf. des vorliegenden Buches sind alle Blütenbiologen zu großem Danke verpflichtet, dass er die in den letzten zehn Jahren veröffentlichten blütenbiologischen Beobachtungen über Pflanzen des mittleren und nördlichen Europa mit Einschluss Grönlands in kurzer, bündiger Form zusammenfasst. Es ist daher nicht nur jedem Fachmanne, sondern auch jedem sich mit Blütenbiologie beschäftigenden Laien ein unentbehrliches Hilfsmittel, welches eine Ergänzung zu den grundlegenden Werken des eingangs genannten Forschers bildet.

Mit Rücksicht auf den zur Verfügung stehenden Raum konnten die in Herm. Müller's Werken enthaltenen Beschreibungen von Blüteneinrichtungen nicht wiederholt werden; nur wenn dessen Angaben durch neuere Forschungen ergänzt werden konnten, wurde dies kurz angedeutet. Dagegen wurden die Bestäubungseinrichtungen von Müller nicht beschriebener Pflanzen etwas ausführlicher behandelt. Aus demselben Grunde war auch die Aufnahme vollständiger Besucherlisten nicht durchführbar; doch hat Verf. bei den einzelnen Pflanzenarten wenigstens die Hauptkategorien der Blumenbesucher und meist die Zahl der beobachteten Arten angegeben.

Nachdem Verf. in der Einleitung die Aufgabe der „Blumengeographie“ hervorgehoben und einen kurzen geschichtlichen Rückblick gegeben, bringt derselbe ein alphabetisch geordnetes Verzeichnis der

einschlägigen Litteratur für die Jahre 1883—1893. Der sich anschließende Hauptteil des Werkes gliedert sich folgendermaßen:

1. Flora der mitteleuropäischen Hochalpenkette.
2. Flora der Pyrenäen.
3. Flora des skandinavischen Hochgebirges.
4. Flora des arktischen Gebietes.
5. Flora des subatlantischen Küstengebietes (Belgien, Holland, deutsche Nordseeinseln, Schleswig-Holstein).
6. Flora des mitteleuropäischen Tief- und Berglandes.

Jedes dieser sechs Kapitel bringt ein Verzeichnis der Pflanzen des betreffenden Gebietes, soweit dieselben blütenbiologisch untersucht sind. Hieran schließen sich jedesmal zusammenfassende Bemerkungen, in denen Verf. in ausgezeichneter Weise die „Ergebnisse“ ableitet, bezw. die von den früheren Autoren gewonnenen kritisch beleuchtet.

Wenn es nun die Natur dieses Buches forderte, dass die Darstellung eine verzeichnisartige sein musste, so wird dies in dem alsbald erscheinenden zweiten Teile des Werkes, dem Verf. den Titel: „Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage“ gegeben hat, nicht der Fall sein. Man darf auf das Erscheinen dieses Ergänzungswerkes gespannt sein. Beide werden ohne Zweifel in hohem Grade dazu beitragen, der Blütenbiologie neue Freunde zu schaffen.

P. Knuth (Kiel).

Boas, Lehrbuch der Zoologie für Studierende und Lehrer.

2. vermehrte und verbesserte Auflage, 603 S., 427 Abb., Jena,
Verlag von Gustav Fischer, 1894.

Unter den Lehrbüchern der Zoologie, deren im Verlauf der letzten Jahre kurz hintereinander mehrere neue erschienen sind, hat sich besonders das Lehrbuch von Boas schnell allgemeine Anerkennung erworben. Der Vorzug des Buches liegt darin, dass es in allen Teilen gleichmäßig durchgearbeitet und zuverlässig ist. Der Text, welcher ohne breit zu werden, doch klar und gründlich ist, wird durch sorgfältig ausgewählte gute Kopien und zahlreiche recht geschickt entworfene, übersichtliche und leicht verständliche Schemata erläutert. Die systematischen Teile sind dem Umfang des Buches entsprechend sehr knapp gehalten, bringen aber das Wichtigste mit besonderer Berücksichtigung der deutschen Fauna. Der Kreis der Würmer ist in drei aufgelöst: Plattwürmer, Rundwürmer und Gliederwürmer. Die Bryozoen und Brachiopoden werden als Anhang zu den Würmern, die Tunikaten als Anhang zu den Wirbeltieren abgehandelt.

Voigt (Bonn).

Entgegnung.

In einer Fußnote auf S. 813 des vorigen Jahrganges dieser Zeitschrift nimmt Herr W. A. Nagel auf ein von mir herrührendes Referat über seine Versuche, betreffend die Lichtempfindlichkeit augenloser Muscheln Bezug. Meine

in diesem Referat (Naturwiss. Rundschau, Jahrg. IX, S. 528) gethane Aeußerung, Nagel's Erklärung des Ausbleibens der „skioptischen Regeneration“ bei wiederholter, aufeinander folgender Reizung gewisser Muscheln durch die Annahme einer gewissen „Urteilsfähigkeit“ erscheine mir nicht hinlänglich begründet, veranlasst ihn zu folgender Replik: „Da ich die Alternative, ob es sich bei den beobachteten Erscheinungen um einen physiologischen Ermüdungsprozess oder um einen psychologischen Akt handeln, ausdrücklich erörtert und darauf hingewiesen habe, dass die Thatsachen sich weit besser mit der letzteren Annahme vereinigen lassen, ist es mir nicht recht verständlich, wie der Herr Referent meine Deutung so kurzweg abweisen konnte, ohne doch eine bessere Erklärung wenigstens anzudeuten, besonders da jene Fragen gerade den Kernpunkt meiner kleinen Abhandlung bildete, dessentwegen dieselbe geschrieben war“.

Da ich aus diesen Worten einen Vorwurf ungenauer Berichterstattung hinauslassen muss, den ich nicht unberücksichtigt lassen kann, so sehe ich mich zu folgender Erwiderung veranlasst:

Von einer „ausdrücklichen Erörterung“ der oben angedeuteten Alternative habe ich auch bei nochmaligem genauen Durchlesen der ersten Publikation Nagel's (Diese Zeitschrift, XIV, S. 385 ff.) nichts auffinden können. Vielmehr fährt Nagel, nachdem er die Thatsache konstatiert hat, dass bei mehreren von ihm experimentell geprüften Muscheln die „skioptische Reaktion“, welche bei der ersten Beschattung sehr prompt eintrat, bei wiederholter Reizung schwächer wird oder auch ganz ausbleibt, einfach fort: „Diese Beobachtungen zeigen auf das Klarste, dass die Gewöhnung an dem Reiz nicht ein einfach physiologischer Ermüdungsvorgang, sondern ein psychologischer Prozess ist, und dass sie die Annahme einer gewissen Urteilsfähigkeit bei jenen Tieren unabweisbar macht. Das Tier erkennt, dass die mehrmalige Beschattung nicht auf dem Nahen eines Feindes oder einer sonstigen Gefahr beruhte, vielmehr unschädlich verlief. Der Vorgang ist durchaus vergleichbar dem Erschrecken des höheren Tieres, wobei ebenfalls die Reaktion bei mehrmaliger Wiederholung ausbleibt“.

Indem ich auch heute diese Ausführungen nicht für hinlänglich begründet zu halten vermag, namentlich in Anbetracht des Umstandes, dass wir es mit einer sehr tiefstehenden Tiergruppe zu thun haben, glaube ich nicht allein zu stehen mit der Anschauung, dass die von Nagel beobachteten Erscheinungen recht wohl als „Ermüdungs“-Erscheinungen sich deuten lassen. Es lag also für mich keinerlei Grund vor, nach anderen „besseren Erklärungen“ zu suchen. Ich konnte daher aus demselben Grunde auch in dieser Frage nicht den „Kernpunkt“ der Nagel'schen Publikation erblicken, sondern in dem an und für sich interessanten Nachweis einer Lichtempfindlichkeit bei Tieren, denen man eine solche bisher nicht zuerkennen wollte.

Indem ich hiermit den Vorwurf, eine „ausdrücklich erörterte“ Deutung „kurz abgewiesen“ zu haben, hinlänglich widerlegt zu haben glaube, bemerke ich zum Schlusse, dass ich es als das Recht eines wissenschaftlichen Referenten ansehen muss, eine seiner Meinung nach nicht vollständig genug begründete Deutung auch als solche zu bezeichnen, ohne dass derselbe in diesem Falle die Pflicht hätte, im Rahmen eines kurzen Referates sofort eine andere Erklärung zu geben.

Dr. R. v. Hanstein.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Februar 1895.

Nr. 3.

Inhalt: v. Wagner, Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize. — Wasmann, Mémoires concernant l'Histoire Naturelle de l'Empire Chinois. — Reibisch, Ergebnisse der Plankton-Expedition. — Buckmaster, Ursprung und Beschaffenheit gewisser Bakteriengifte. — Diendoné, Neuere Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Bakterien.

Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize.

Unter dem verstehenden Titel veröffentlichte vor Kurzem A. Weismann eine neue gedankenreiche Arbeit¹⁾, deren Inhalt allgemeines Interesse beansprucht und wichtig genug ist, um in dieser Zeitschrift eine ausführliche Würdigung zu erfahren.

Die äußere Veranlassung zu seiner jüngsten Publikation bot Weismann die Aufforderung der Universität Oxford, die diesjährige stiftungsgemäße „Romanes-Lecture“ zu halten. Der Vortrag fand am 2. Mai v. J. in Anwesenheit des bald darauf (23. Mai) plötzlich verstorbenen, hochverdienten Stifters jener Vorlesungen, G. J. Romanes statt und behandelte „die Verwendung des Reizes als Auslösung verschiedener Entwicklungsanlagen“. In seiner nunmehr veröffentlichten Gestalt ist der Vortrag durch eine größere Anzahl „Zusätze“ erweitert, welche dem Texte des Vortrages beigegeben sind und teils Ergänzungen zu im Texte nur flüchtig berührten Punkten bieten, teils — und so namentlich der längere letzte Zusatz 16 — Einwände, welche von Spencer und im Anschluss an ihn von O. Hertwig gegen Weismann's Aufstellungen erhoben worden waren, widerlegen und zurückweisen.

Ref. wird in dem folgenden Berichte sich genau an den Gedankengang Weismann's halten und, wie in seinen bisherigen Referaten²⁾,

1) Jena, Verlag von Gustav Fischer, 1894.

2) Vergl. zu dem folgenden diese Zeitschrift, Bd. XIII, S. 331, 389, 453 und 685 und besonders Band XIV, S. 1.

thunlichst den Autor selbst sprechen lassen, um dem Leser die Gewähr objektiver Berichterstattung zu sichern.

I.

Die alltägliche Erfahrung lehrt, dass die Lebensäußerungen der Tiere und Pflanzen sich in letzter Auflösung immer und überall als gesetzmäßig erfolgende Reaktionen auf äußere Einflüsse nachweisen lassen; Tier und Pflanze stellen gewissermaßen Maschinen vor, „derart gebaut, dass sie auf die Reize der Außenwelt hin aufs Zweckmäßigste für ihre Selbsterhaltung arbeiten müssen“. Ueber die Art aber, „wie die äußeren Einflüsse die Organismen gestalten und umgestalten“, sind wir zur Zeit noch recht wenig unterrichtet. So nimmt man gemeinhin an, „diese oder jene Veränderung an einem lebenden Wesen sei die direkte Folge einer äußeren Einwirkung“, und merkt nicht, dass solcher Annahme „eine völlig unrichtige Meinung über den Zusammenhang der Erscheinungen zu Grunde“ liegt. In vielen Fällen liegt dies auf der Hand. Der sog. Winterschlaf der Murmeltiere z. B. kann nicht als eine direkte Folge der Kälte angesehen werden, sondern stellt eine spezielle Anpassung des Organismus des Murmeltieres an einen Reiz, die „Kälte“ dar. Die ‚causa efficiens‘ des Winterschlafes ist in der besonderen Art der Organisation des Murmeltieres begründet, denn andere Säugetiere oder ein Vogel zeigen eine derartige Reaktion auf Kälte nicht. Analoge Befunde bieten die Pflanzen hinsichtlich der Wirkung des Lichtes oder der Schwerkraft. Und die „bis ins Kleinste gehende Zweckmäßigkeit der tierischen Gewebe“, beispielsweise in der Architektur der schwammigen Substanz (Spongiosa) der Röhrenknochen, ist keineswegs eine von vornherein fest bestimmte, sondern das Ergebnis bestimmter Reaktionsvorgänge auf als Reize wirkende äußere Einflüsse. Roux hat bekanntlich ein kausales Verständnis für diese wunderbare Zweckmäßigkeit durch die geniale Konzeption eröffnet, das Prinzip der Selektion auch auf die einzelnen Teile des Organismus auszudehnen¹⁾. Man kann mit Weismann derartige Vorgänge passender Weise als „Intra-Individual-Selektion“, kurz „Intraselektion“ der gewöhnlichen „Personal-Selektion“ gegenüberstellen. Unter dem Einflusse des zur Zeit jener Roux'schen Aufstellungen (1881) noch herrschenden, seither insbesondere durch Weismann's unermüdliche Gedankenarbeit als irrig erkannten — Dogmas, dass erworbene Eigenschaften vererbt und dadurch gesteigert werden könnten (Prinzip der progressiven Vererbung), musste damals auch Roux annehmen, „dass die histologischen Anpassungen durch Intraselektion allein geschaffen werden könnten, indem sich die durch Uebung eines Gewebes im Einzelleben ent-

1) Der Kampf der Teile im Organismus, Leipzig, W. Engelmann, 1881.

standene zweckmäßige Struktur auf die folgende Generation vererbe und dann in dieser und den folgenden steigern bis zu möglichst hoher Vollkommenheit“. Bei dem heutigen Stande unserer Einsicht in das Vererbungsproblem erscheinen die histologischen Anpassungen in ein neues Licht gesetzt: „Nicht die einzelnen zweckmäßigen Strukturen werden vererbt, sondern die Qualität des Materials, der Bausteine, aus welchen Intraselektion sie in jedem Einzelleben neu wieder aufbaut. Eigenschaften von Biophoren, von Zellen sind es, welche vererbt werden und welche sich im Laufe der Generationen immer günstiger und zweckmäßiger gestalten können, wenn sie der Naturzüchtung unterliegen“. „Man kann sagen, Intraselektion bewirkt die Anpassung des Individuums an seine zufälligen Entwicklungsbedingungen, die Anpassung seiner ererbten Anlagen an die gerade eintretenden Umstände. Diese Anlagen selbst aber können nicht durch Intraselektion geschaffen werden, sondern nur durch Personalselektion“. Dadurch wird die Bedeutung der Roux'schen Konzeption vom „Kampf der Teile im Organismus“ keineswegs verringert, denn ohne die stete Wirksamkeit dieses Prinzips würde kein Organismus dauernden Bestand haben können, weil er sich vom Ei aus aufbauen müsste „wie ein Gebäude, zu dem sämtliche Steine schon im Voraus behauen worden wären, ehe man weder den Platz kennt, auf dem es sich erheben soll, noch den Gebrauch, zu dem es dienen soll, noch die Umgebung, in die es zu stehen kommt“. Die auf den in Entwicklung begriffenen Organismus einwirkenden Einflüsse der Außenwelt sind ja „niemals völlig gleich“. Dazu kommen noch jene wichtigen Wirkungen, „die von einem Teil des Organismus auf den andern ausgeübt werden, von Zelle auf Zelle, von Gewebe auf Gewebe, von Organ auf Organ“ und von Darwin als „Korrelation der Organe“ zusammengefasst wurden.

So wirkt Intraselektion in jedem Organismus als ein ununterbrochen thätiges Prinzip, das „die Teile, welche mit einander arbeiten, auch in Bezug auf ihre Größe und Leistungsfähigkeit in Harmonie“ bringt und dadurch einen einheitlichen, lebensfähigen Organismus gewährleistet. „Die Voraussetzung aber ihrer ganzen Thätigkeit ist immer die spezifische Reizempfindlichkeit der einzelnen Anlagen und Einheiten niederer und höherer Gruppen, und diese kann natürlich nur durch gewöhnliche Selektion der Personen auf Grund von Keimesvariationen entstanden sein“, weil sie erblich ist.

Neben diesen „gewissermaßen von langer Hand her“ vorbereiteten Reaktionen des Organismus auf Einflüsse der Außenwelt, gibt es natürlich auch Reize, „auf welche er nicht schon im Voraus eingerichtet ist“. „Wenn europäischen Hunden unter dem Einfluss der indischen Hitze die Haare ausfallen, so ist das gewiss ein Beweis

dafür, dass ihr Organismus eben nicht auf Tropenhitze eingerichtet ist“. Man darf aber nicht ohne weitere Prüfung „Veränderungen, welche auf Temperatureinflüsse hin eintreten, immer schon für in diesem Sinne zufällige“ erklären. Wenn z. B. „die Raupen einer Schmetterlingsart, welche zwei Generationen im Jahre hervorbringt, sich in Bezug auf Schutzfärbung an zwei verschiedene und alternierende Nahrungspflanzen angepasst hätten“, so könnte der periodische Wechsel in der Färbung ganz wohl „auf doppelter Keimesanlage, die durch irgend einen äußeren Reiz nur abwechselnd ausgelöst würde, sei dieser nun Wärme oder die Qualität des die junge Raupe treffenden Lichtes“, beruhen, statt eine direkte Folge klimatischer Einflüsse darzustellen. Derartige „zeitliche Doppel-Anpassungen“ zeigen ja bekanntlich Säugetiere und Vögel der Polargegenden, wobei freilich der Wechsel der Färbung an demselben Individuum nacheinander sich vollzieht.

Unter den zuletzt besprochenen Gesichtspunkt fällt auch die Differenzierung des Geschlechts. „Im Ei der höheren Tiere ist die Anlage zu den Charakteren beider Geschlechter enthalten und in vielen Fällen wenigstens scheint es irgend ein Reiz zu sein, der die Entscheidung darüber gibt, welche Gruppe von ihnen zur Entfaltung gelangen soll, die männliche oder die weibliche“. Bei den gesellig lebenden Hymenopteren (Bienen und Wespen) entstehen aus befruchteten Eiern immer Weibchen, aus unbefruchteten stets Männchen. In diesem Falle wird „Niemand auf den Einfall kommen, den auslösenden Reiz für die bewirkende Ursache der Weiblichkeit oder Männlichkeit des Embryos zu halten, so wenig als man die Wärme, welche zur Entwicklung eines Taubeneies notwendig ist, für die Ursache ansieht, dass eine Taube und nicht eine Ente sich aus ihm entwickelt“.

In anderen Fällen aber ist die Sachlage nicht so einfach, und man ist nur zu leicht geneigt, den entscheidenden Reiz für die *causa efficiens* zu halten. Dies gilt von den Neutra der in Staaten lebenden Insekten (Bienen, Ameisen und Termiten), den sog. Arbeiterinnen; sie entwickeln sich nicht aus besonders qualifizierten Eiern, weil „überhaupt nur eine Art von Eiern existiert, aus welchen neben Männchen sowohl Königinnen als Arbeiterinnen hervorgehen können. Erstere entstehen, wenn weibliche Larven sehr reichlich und nahrhaft gefüttert werden, letztere, wenn sie weniger und minder nahrhaftes Futter erhalten“.

Unter den mannigfaltigen Verschiedenheiten, welche die Arbeiterinnen von den Königinnen unterscheiden, ist die relative oder auch absolute Sterilität der Ersteren wohl die bedeutungsvollste. Man betrachtet, und so auch noch neuestens H. Spencer, diese Unfruchtbarkeit als eine direkte Folge mangelhafter Ernährung der Larve. Nun ist es ja richtig, dass ungenügende Nahrung die Fortpflanzungsfähigkeit der Tiere im Großen und Ganzen beeinträchtigt und speziell

die Bienen im Stande sind, „aus einer Larve eine Königin oder eine Arbeiterin werden zu lassen, je nachdem sie dieselbe füttern“. Trotzdem ist die angegebene Auffassung keine zutreffende, denn wer die Sterilität der Arbeiterinnen für eine direkte Folge der minderwertigen Ernährung erklärt, begeht einen doppelten Fehler, „indem er einmal den auslösenden Reiz mit der wirklichen Ursache verwechselt und zweitens das Rudimentärwerden eines Organs mit dessen bloß unvollständiger Entfaltung“. Der Nahrungseinfluss „ist nur der auslösende Reiz, der nicht nur die Bildung rudimentärer Eierstöcke hervorruft, sondern zugleich alle übrigen unterscheidenden Charaktere der Arbeiterinnen“.

Dass die Verkümmernng der Geschlechtsorgane bei den Insekten von den Einflüssen der Ernährung unabhängig ist, konnte Weismann auf experimentellem Wege feststellen¹⁾. Er zog „zahlreiche, von einem Weibchen der Schmeissfliege (*Musca vomitoria*) gelegte Eier in zwei Partien getrennt“ auf, „die erste Abteilung bei ununterbrochen reichlicher Ernährung, die andere bei möglichst kärglicher Fütterung“. Die Entwicklung beider Partien verlief durchaus parallel, so dass alle Zuchttiere gleichzeitig ausschlüpfen. „Obgleich die Hungerfliegen alle kleiner als gewöhnliche Fliegen, viele sogar auffallend klein waren, also zweifellos weniger Stoff aufgenommen hatten, als die normal gefütterten Larven, so legten sie doch an demselben Tage, dem 6. Juni, zum ersten Mal eine Masse von Eiern ab, an welchen auch die letzteren mit der Eiablage begannen, und dabei hatte es nicht sein Bewenden, sondern die Eiablage wiederholte sich später noch oft. Um aber sicher zu sein, dass auch die kleinsten, also die am stärksten von der schlechten Ernährung betroffenen Tiere sich fortpflanzten“, wurden fünf der Fliegen isoliert; sie verhielten sich vollkommen wie normal entwickelte Individuen. Die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung wurde dadurch ausgeschlossen, dass die von isolierten Weibchen regelrecht abgelegten Eier sich nicht entwicklungsfähig erwiesen; damit ist aber der Beweis erbracht, dass „alle jene Eier der Hungerfliegen, von denen vorhin die Rede war, befruchtet waren“.

Diese Versuche lehren also, dass weder der männliche noch der weibliche Geschlechtsapparat durch die verminderte Ernährung während des Larvenlebens irgendwie verkümmert war; sie lehren aber im Vergleich mit den bekannten Thatsachen bei den Bienen noch weiter, dass Fliege und Biene auf den äußeren Einfluss verminderter Ernährung verschieden reagieren, somit die Reaktionsart der Letzteren „eine Eigentümlichkeit der Biene ist, eine Neuerwerbung, welche die Urinsekten noch nicht hatten“.

1) Die betreffenden Versuche stammen schon aus den Jahren 1884 u. 1885.

Die die Unfruchtbarkeit der Arbeiterinnen bedingende Verkümmernng ihres Geschlechtsapparates betrifft, wie schon hervorgehoben wurde, auch keineswegs eine bloß mangelhafte Entfaltung dieses Apparates, sondern fällt durchaus in die Kategorie rudimentärer Bildungen. Dies zeigt sich, abgesehen von der mehr oder weniger weitgehenden, ja bei *Tetramorium caespitum* bis zu gänzlichem Schwunde führenden Reduktion der Ovarialröhren, bei den Arbeiterinnen der Bienen und Ameisen besonders auch darin, dass *Bursa copulatrix* und *Receptaculum seminis* rückgebildet sind. „Alle Erfahrung spricht aber dafür, dass typische Teile niemals durch noch so schlechte Ernährung ausfallen können, eine Eiröhre so wenig als ein Bein oder ein Flügel“. „Der Ausfall eines typischen Organs ist kein ontogenetischer Prozess, sondern ein phylogenetischer, er beruht nie und in keinem Falle auf den bloßen Ernährungseinflüssen, welche die Entwicklung des einzelnen Individuums treffen, sondern stets auf Aenderungen der Keimesanlagen, wie sie allem Anschein nach nur in langen Generationsfolgen zu Stande kommen können“. Daraus aber ergibt sich von selbst die Notwendigkeit der Annahme, „dass im Keimplasma des Eies die Anlagen zu zwei ganz verschiedenen Fortpflanzungssystemen enthalten sind, zu dem der Königin und dem der Arbeiterin“.

Die Vorstellung, dass die Sterilität der Arbeiterinnen eine direkte Folge mangelhafter Nahrungszufuhr sei, findet demnach in den That-sachen keine Rechtfertigung; diese zeigen vielmehr, „dass minderwertige Fütterung die Rolle des auslösenden Reizes für die im Keimplasma anzunehmende Anlage der Arbeiterin spielt, nicht nur der Anlage ihres Ovariums, sondern zugleich aller Charaktere, durch welche sich die Arbeiterin von der Königin unterscheidet“. Die Annahme doppelter Anlagen im Ei bietet Nichts Befremdliches, wenn man bedenkt, „dass ja in jedem Ei der meisten Tiere zweifellos viele Körperteile in doppelter Anlage enthalten sein müssen, in einer weiblichen und einer männlichen“. Und bei der Reblaus und den Rotatorien unterliegt es gar keinem Zweifel, „dass jedes Geschlecht seine besondere Keimesanlage hat“.

Die Rückbildung des Fortpflanzungsapparates der Arbeiterinnen kann natürlich nicht eine Folge des Nichtgebrauchs sein, „da die Unfruchtbarkeit in demselben Grade aufhört, sich zu vererben, in dem sie sich ausbildet“, mithin kann sie nur durch Selektionsprozesse bewirkt worden sein, „und dies begegnet auch keinem Hindernis, insofern diese Verkümmernng hier eine zweckmäßige, vorteilhafte Einrichtung ist, durch die die Arbeiterinnen erst befähigt wurden, ihre ganze Kraft der Arbeit zuzuwenden“.

Weismann legt nun dar, wie die Existenz doppelter oder mehrfacher Anlagen in einem Keim vom Standpunkte seiner Vererbungslehre zu verstehen sei. Nach dieser haben wir uns das Keimplasma nicht „als einen einzigen Keim für den Aufbau eines Individuums vorzustellen, sondern als eine Mehrheit sekundärer Einheiten, „deren jede alle die Anlagen in sich birgt, welche zum Aufbau eines Individuums gehören“; es sind Weismann's Ide. Vom Boden dieser Hypothese aus betrachtet brauchen wir uns nur vorzustellen, „dass das Keimplasma der heutigen Bienen sich aus verschiedenen Iden zusammensetzt, von welchen ein Teil die Anlagen zur Arbeiterin, ein anderer die zur Königin, ein dritter die zum Männchen enthält, und es steht Nichts im Wege, sich die Arbeiter-Ide der Ameisen wieder von zweierlei Art zu denken, als Arbeiter-Ide im engeren Sinne und als Soldaten-Ide. Die männlichen Ide werden aktiv beim Ausbleiben der Befruchtung, die weiblichen bei ihrem Eintritt, und die Art der Ernährung bildet den auslösenden Reiz für die Arbeiter-Ide oder die Königinnen-Ide¹⁾. Langsame Selektionsprozesse haben die weiblichen Ide allmählich nach zwei Richtungen umgestaltet und schließlich zur vollen Zweigestalt der weiblichen Tiere geführt“.

Die bisherigen Betrachtungen liefern also ein gewichtiges Zeugnis, dass alle Abänderungen der Arbeiterinnen, „die Verkümmerung der Eierstöcke, die Abänderung des eigenen Nahrungsbedürfnisses im Larven- und Imagoleben, die Entstehung der Kunst, selbst Arbeiterinnen oder Königinnen zu erziehen, und alle körperlichen Vervollkommnungen oder Rückbildungen, welche sie durchgemacht haben“, nur durch Selektion entstanden sein können.

Nicht immer freilich — scheint es — bedient sich die Natur äußerer Reize, um „verschiedene Entwicklungsmöglichkeiten zweckmäßig zu regulieren“; nach älteren experimentellen Untersuchungen Weismann's scheinen bei gewissen, mittels Generationswechsel sich entwickelnden Tieren wie den Daphniden „innere Normierungen die Aufeinanderfolge der verschiedenen Formen zu bestimmen“. Zur Zeit lassen sich darüber konkrete Angaben nicht machen, denn „der Gegenstand ist noch zu neu, als dass sich heute schon sagen ließe, welche Einwirkungen auf die Organismen alle als auslösende Reize von Doppelanlagen Verwendung gefunden haben. A priori aber müssen wir jede Art der Einwirkung dazu fähig halten, unter Umständen als Regulator der vorgesehenen Entwicklung benutzt zu werden“. In den Reiz-Mechanismus selbst vermögen wir freilich noch nicht tiefer einzudringen, „aber ein Mechanismus muss es immer sein, und sein Zustandekommen kann nur auf dem einzigen Prinzip beruhen, welches wir für das

1) Die oben zitierte Darstellung bedeutet eine Modifikation früherer Aufstellungen dieses Forschers (vergl. Zusatz 12 [S. 62] des Originals).

Zustandekommen von Zweckmäßigkeiten kennen: Selektion auf Grundlage der individuellen Variation“.

So führen auch derartige Betrachtungen, wie so manche andere, zu der von Weismann schon seit Jahren vertretenen Lehre, „dass Selektion allein das leitende und führende Prinzip bei der Entwicklung der Organismenwelt war und bis auf unsere Tage noch immer ist“.

II.

Der vorliegende Bericht würde unvollständig sein, wenn Ref. es unterließe, an dieser Stelle noch in thunlichster Kürze auf die wichtigen Ausführungen Weismann's einzugehen, welche derselbe Spencer gegenüber, dem sich O. Hertwig anschloss, im Zusatz 16 inbetrreff der „bei manchen Arten von Ameisen vorkommenden Zwischenstufen zwischen den extremen Individuen, den fruchtbaren Weibchen und den unfruchtbaren Arbeitern“, gegeben hat. Spencer erblickt die Ursache für das Auftreten solcher Zwischenformen in dem Einfluss veränderter Ernährung und ist der Ansicht, dass Weismann's Determinantenlehre dasselbe nicht zu erklären vermöge. Demgegenüber legt Weismann dar, dass die Hervorbildung von Zwischenformen bei den Ameisen „auf einfache und völlig ungezwungene Weise“ aus seinen theoretischen Vorstellungen sich verstehen lasse: Man braucht sich nur vorzustellen, „dass bei der Entstehung der Arbeiterinnen die weiblichen Ide des Keimplasmas zuerst in einigen, dann in immer zahlreicheren Determinanten anfangen, abzuändern, bei dem einen Individuum rascher, bei dem anderen langsamer. Die Abänderungen waren zuerst geringfügig, steigerten sich aber im Laufe zahlreicher Generationsfolgen und stellten sich durch Naturzüchtung gelehrt nach und nach immer mehr zu einem festen Bestand eines abgeänderten Determinanten-Komplexes fest, der zuletzt wohl sämtliche Determinanten der betreffenden Ide umfasste. Zugleich wird durch denselben Regulator nach und nach eine immer größere Gleichförmigkeit der Abänderung eingetreten sein, so dass schließlich diese abgeänderten oder Arbeiter-Ide einander sehr ähnlich, wenn auch nie ganz gleich wurden. Dieser Zustand des Keimplasmas würde ungefähr dem Zustand entsprechen, in welchem sich heute eine Ameisenart befindet, bei welcher alle Arbeiter einander vollkommen ähnlich sehen und Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterinnen nicht mehr vorkommen. Aber wie enorme Zeiträume und Generationsfolgen müssen vergangen sein, ehe durch die langsame Wirkung der Ausmerzung des minder Passenden diese hohe Aehnlichkeit der Arbeiter-Ide und damit der Arbeiter selbst erzielt werden konnte! Und die ganze Uebergangszeit, vom Beginn der Umwandlung bis zu ihrem Höhepunkt, muss stets noch Keimmateriel zu verschiedenen Graden der Abweichung vom

reinen Weibchentypus geboten haben, so dass Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und „Königinnen“ zuerst äußerst häufig sein mussten, nach und nach aber immer seltener wurden, in dem Maße, als die verschiedenen in einem Keimplasma zusammenliegenden Arbeiter-Ide mehr und mehr einander gleich wurden und ihre Verhältniszahl zu den Königinnen-Iden mehr und mehr geregelt wurde, d. h. sich auf dieselbe Zahl in allen Keimplasmen einstellte“.

Die Erklärung der Entstehung der Zwischenformen bei den Ameisen bietet somit dem theoretischen Standpunkt Weismann's keine Schwierigkeit; ja, es lässt sich sogar zeigen, dass mancherlei Verhältnisse bei den Ameisen und anderen in Staatsverbänden lebenden Insekten erst von diesem Standpunkt aus verständlich werden, während sie für die Fütterungstheorie Spencer's (und O. Hertwig's), will man nicht zu abenteuerlichen Erklärungs-Versuchen greifen, unerklärlich bleiben.

So lehren die umfassenden Erfahrungen A. Forel's, dass die Zwischenformen durchaus ungleichmäßig — bald häufiger, bald seltener — auftreten, bei manchen Arten der Ameisen überhaupt noch nicht beobachtet worden sind. Nach den Anschauungen Weismann's ergibt sich die Erklärung dieser Thatsache „ganz von selbst“: „Die einen Arten sind eben in der Phylogenese weiter vorgeschritten als die anderen“. Vom Standpunkte der Fütterungslehre aus muss man zu der wenig glaubwürdigen Annahme sich bequemen, „dass die eine Art häufiger noch Fehler macht bei der Fütterung der Larven, als die andere, dass es bei der einen Art noch öfter vorkommt, dass eine Arbeiterlarve zu unrechter Zeit zu stark gefüttert wird“.

Ähnlich verhält es sich auch mit der Thatsache, dass — übrigens nicht bloß bei den Ameisen, sondern den staatenbildenden Insekten überhaupt — die Zahl der fruchtbaren Weibchen eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion erfahren hat. Nach Weismann's Auffassung erfolgte die phylogenetische Verringerung der zu einer Kolonie nötigen Königinnen, „weil dadurch die Arbeiterinnen des Stocks mehr und mehr ähnlich werden müssen, bis sie schließlich bei den Bienen alle so ähnlich sind, als eben Kinder eines Elternpaares zu sein pflegen. Es liegt auf der Hand, dass hierdurch der Prozess der Naturzüchtung durch Auslese der besten Stücke ganz ungemein gefördert wird, denn nun wird wirklich die Güte des Stockes mit der Güte des einen Elternpaares (in Bezug auf die Produktion bester Arbeiterinnen) zusammenfallen“. Die Fütterungshypothese vermag für diese Erscheinung überhaupt keine Erklärung zu geben.

Betrachtet man endlich die sogen. Zwischenformen selbst näher, so wird man sich von der Haltlosigkeit der Fütterungstheorie zur Erklärung derselben alsbald überzeugen. Forel, dem wir in dieser Sache die genauesten Angaben verdanken, trennt die schlechtweg

fruchtbaren Arbeiterinnen sehr scharf von den Zwischenformen, deren er zwei Kategorien unterscheidet: „Die erste wird von Tieren gebildet, die in ihrer äußeren Erscheinung nur wenig von Arbeiterinnen abweichen, die aber keine verkümmerten, d. h. aus nur wenigen Eiröhren bestehenden Ovarien besitzen, wie diese, sondern zahlreiche Eiröhren, ganz wie bei der Königin. In Folge dessen ist auch ihr Hinterleib dicker und ihre Statur etwas unersetzter, als bei der Arbeiterin“. Die Individuen der zweiten und häufigeren Kategorie „haben das rudimentäre, nur aus 1—3 Eiröhren bestehende Ovarium der Arbeiterin, sind auch nicht größer als diese, aber ihr Thorax nähert sich in seinem Bau bedeutend dem der Königinnen; er ist groß und bucklig und zeigt die Ansatzstücke der Flügel, und auch der Kopf ist klein und ähnelt dem der Königin“. Wie sollen diese durch gemischte Charaktere ausgezeichneten Formen nach der Theorie der direkten Bewirkung durch Ernährungs-Variationen hervorgebracht worden sein? Es gibt keine andere Möglichkeit: Diese Zwischenformen können nur „auf einer eigentümlichen Beschaffenheit des Keimes beruhen“.

Dafür spricht auch deutlich eine ältere interessante Beobachtung Forel's, die hier noch Platz finden möge. „Forel fand in einem Ameisenhaufen von *Formica rufa* auf dem Uetliberg bei Zürich am 1. August 1869 eine große Menge dieser eben besprochenen Zwischenformen der zweiten Kategorie. Sie betrugen nach seiner Schätzung etwa ein Fünftel der ganzen Bevölkerung des Stockes. Viele davon waren sehr klein, nicht über 5 mm lang, und auch die größeren erreichten nicht die gewöhnliche Größe der Arbeiterinnen dieser Art. Er nahm einen Teil dieses Nestes mit nach Hause und beobachtete ihn lange Zeit. Diese Zwischenformen waren stets sehr faul und schlaff, arbeiteten niemals und halfen weder am Bau des Nestes, noch bei der Fütterung der Larven und der Versorgung der Puppen. Sie erwiesen sich als „peu intelligents“, wie schon ihr kleiner Kopf erwarten ließ“. In diesem Fall handelt es sich also um Zwischenformen, welche „für den Stock, der sie hervorbringt, von keinem Vorteil, vielmehr als unnütze Verzehrer von Nachteil sind“ und nur „Folge der ungewöhnlichen Mischung aktiv werdender Keimesanlagen“ sein können. Und an demselben Nest fand Forel im folgenden Jahre wieder eine große Anzahl Zwischenformen, „die frisch ausgeschlüpft waren“, mithin von Eiern stammten, welche in diesem selben Jahre in diesem Stocke gelegt worden waren. „Dass aber diese Thatsache keine andere Erklärung zulässt, als dass die Weibchen, welche in beiden Jahren diese Eier gelegt hatten, ihnen ein Keimplasma mitgegeben hatten, dessen Beschaffenheit — wie immer man sie sich auch im Einzelnen ausdenken mag — die Ursache der sonderbaren Mischung ihres Körpers war, wird schwerlich bezweifelt werden können“.

Ref. ist in der angenehmen Lage, im Anschlusse an das über das Nest vom Uetliberg berichtete am Ende dieses Referates noch die folgenden interessanten und bedeutsamen und Weismann's Ansicht durchaus bestätigenden Angaben Forel's (aus einem Briefe desselben an W.) mitteilen zu können¹⁾. „Ich habe später — schreibt Forel — bei München ein ganz ähnliches Nest gefunden, mit einer noch größeren Masse solcher Uebergangsformen, darunter ganz winzig kleine Exemplare, die kaum größer waren, als die kleinsten Arbeiterformen. Ich habe dieses Nest in meinen „Etudes myrmécologiques“, 1875, p. 59 beschrieben, ... aber diese Zwischenformen zu erwähnen versäumt, weil ich kein besonderes Gewicht darauf legte und der gleiche Fund am Uetliberg schon publiziert war. Ich bestätige Ihnen, dass sowohl in München, als auf dem Uetliberg die andern Nester der *Formica rufa* in der Umgebung diese auffallende Erscheinung nicht zeigten. Freilich deute ich heute die Fortsetzung dieser Zwischenformen im nächsten Jahr etwas anders, weil ich jetzt nach den Forschungen Mac-Cook's, Lubbock's, Blochmann's u. a. weiß, dass die befruchteten Weibchen die Kolonien gründen und sehr lange leben, dass somit diese Tiere (die Uebergangsformen) offenbar die Kinder der gleichen Mutter waren, welche Jahre lang befruchtete Eier legt“. „Alle diese Thatsachen — schließt Forel — sprechen klar für Ihre Auffassung und gegen die Fütterungstheorie“.

F. v. Wagner (Straßburg i. E.).

Mémoires concernant l'Histoire Naturelle de l'Empire Chinois.

Par des Pères de la Compagnie de Jésus. Changhai, Imprimerie de la mission catholique, T. I et II (1882—1894).

P. M. Heude, der Verfasser der Conchyliologie fluviatile de la province de Nanking et de la Chine centrale, eines schon 1875 begonnenen und seither in 10 Heften in Paris erschienenen Werkes, das für die Malakozoologie Chinas von anerkanntem Werte ist, hat in den Mémoires seit 1882 eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht, die in Deutschland größtenteils unbekannt geblieben sein dürften, und über welche hier ein kurzes Referat zu geben umso mehr am Platze ist, da eine der bedeutendsten derselben mit der Phylogenie der Wiederkäuer sich beschäftigt.

1) Ref. möchte Prof. Weismann für die freundliche Mitteilung der oben zitierten Angaben Forel's, sowie die bereitwillige Erlaubnis, dieselben für sein Referat verwenden zu dürfen, hiermit öffentlich Dank sagen.

Die Mémoires, soweit sie bis jetzt erschienen sind, umfassen zwei Foliobände, deren ersterer 226 Seiten und 41 Tafeln, letzterer 240 Seiten mit 56 Tafeln enthält. Beide Bände bestehen aus je vier Heften.

Der Zweck des Werkes, wie er im Prospekte auf dem Umschlag des 4. Hefts des II. Bandes angegeben wird, war ursprünglich nicht so sehr, Neues über die chinesische Fauna, als vielmehr eine übersichtliche Bearbeitung der Zoologie Chinas und seiner Nachbargebiete (Philippinen, Annam, Japan) zu geben. Zu einem solchen Unternehmen gehörte aber mehr als eine Arbeitskraft, zumal die Vorarbeiten größtenteils noch fehlten. Heude hat daher den richtigen Weg gewählt, mit der synoptischen Durcharbeitung einzelner Ordnungen zu beginnen, und nebenbei auch gute Monographien über noch enger begrenzte Spezialgebiete zu liefern.

Der erste Band enthält an erster Stelle eine „Mémoire sur les Trionyx“ (38 S. und 9 Taf.). Ferner eine „Étude sur le Coccus pela“, eine Pflanzenwachs erzeugende Schildlaus (17 S. und 2 Taf.). Diese beiden Arbeiten sind durchaus Originalarbeiten. Den größten Teil des ersten Bandes nehmen ein die „Notes sur les Mollusques terrestres de la vallée du Fleuve Bleu“ (188 S. und 32 Taf.), welche Beschreibung und Abbildung von ungefähr 500 Arten enthalten und die bedeutendste bisher über die Landmollusken des eigentlichen China erschienene Arbeit bilden.

Der zweite Band bietet eine vergleichende Studie über die Cerviden und Suiden, ferner einen Versuch einer Klassifikation der Hirsche der Philippinen und Indo-Chinas, welcher hauptsächlich auf die Schädel- und Zahnbildung sich gründet; weiter eine Originalstudie über die Suiden; Bemerkungen über die Gattungen *Capricornis* und *Kemas*, mit Beschreibung neuer Arten, endlich eine Revision des Verzeichnisses der Sika's, die Arten von Centralchina, Tonkin und die sogenannten falschen Sika's der Philippineninsel Solo umschließend.

Den größten Teil des zweiten Bandes nimmt jedoch eine vergleichende Studie über die Zahnsysteme der Herbivoren ein, deren Gründlichkeit man anerkennen muss. Ausgehend von dem am weitesten entwickelten Zahne, den er Primordialzahn nennt, untersucht Heude zuerst dessen Beziehung zu den Molaren. Am Beispiel der Wiederkäuer zeigt er, dass sämtliche Prämolaren von dem großen dreihöckerigen Milchzahn abgeleitet werden müssen, und dass umgekehrt letzterer nicht von den Prämolaren abgeleitet werden kann. Da aber nach dem biogenetischen Grundgesetze die Ontogenie eine abgekürzte Wiederholung der Phylogenie ist und deshalb die fötalen Merkmale als Merkmale des gemeinschaftlichen Vorfahren aufzufassen sind, müssten in den geologischen Schichten erwachsene Wiederkäuer sich finden, die nur dreihöckerige Mahlzähne besitzen. Heude ist

deshalb der Ansicht, dass die Entwicklungstheorie hierin mit den Thatsachen nicht stimme. Er glaubt auch durchschlagend bewiesen zu haben, dass die sogenannten hypsodonten Molaren nicht von den brachyodonten abgeleitet werden können. In der Anwendung seiner odontologischen Studie auf die generische Klassifikation der Wiederkäuer kommt er zum Schlusse, dass Rüttimeyer's System demjenigen Kowalewsky's vorzuziehen sei.

Der Preis des Heftes beträgt 20 fr., eines ganzen Bandes 60 fr. Bei der großen Zahl der Tafeln (41 resp. 56 in einem Bande) ist dieser Preis nicht zu hoch. Ein Verlag des Werkes ist auch in Paris, bei M. Kergoat, Rue de Sèvres 35. W—n.

Ergebnisse der Plankton-Expedition.

Bd. II E. a. Die Thaliaceen.

A. M. P. A. Transtedt, Systematische Bearbeitung.

B. Dr. Carl Apstein, Verteilung der Salpen.

In dem schon vor längerer Zeit erschienenen speziellen Teil hat Transtedt das Expeditionsmaterial systematisch bearbeitet, ohne des weiteren auf allgemeinere Fragen einzugehen. Apstein hat sich der Untersuchung über die Verteilung der Salpen unterzogen und in seinem systematischen Teil einige Ergänzungen zu der Transtedt'schen Bearbeitung gegeben.

Was das System der Salpen anlangt, so erkennen beide Autoren nur die Untergattungen *Cyclosalpa* und *Salpa* an, spalten jedoch die letztere nicht weiter, da die Gattungen *Jasis*, *Salpa*, *Thalia* und *Pegae* auf ganz äußere Charaktere gegründet seien. Nach Apstein hat von diesen 4 Untergattungen nur *Salpa* eine gewisse Berechtigung, da ihre Mitglieder wirklich eine größere Zahl gemeinschaftlicher Merkmale besitzen. Er bezeichnet dieselbe als *Cylindrica*-Gruppe.

Bei den unsymmetrischen Salpen fand A. das bemerkenswerte Verhalten, dass die Individuen beider Reihen des Stolo nicht kongruent, sondern spiegelbildlich gleich sind. Es kommt dies natürlich nur in der Muskulatur zum Ausdruck. Die Symmetrie zum Stolo bleibt hierdurch gewahrt; sie würde gestört werden, wenn bei den Salpen mit schräg verlaufenden Muskeln die Individuen beider Reihen kongruent wären. Die Kettenindividuen der symmetrischen Salpen sind einander natürlich in Bezug auf die Muskulatur kongruent, da hier spiegelbildlich gleiche und kongruente Form zusammenfallen. Zu einer vollständigen Kongruenz kommt es aber überhaupt nicht, da der Embryo bei den Individuen beider Reihen stets auf der rechten Seite liegt.

Die Bildung nicht kongruenter Formen bei der Sprossung ist eine sehr auffällige Erscheinung, da bei der geschlechtlichen Vermehrung

wie auch hauptsächlich bei der durch Knospung hervorgerufenen stets derselbe Typus gebildet wird wie der der Eltern. Apstein hebt zur Erklärung des abnormen Verhaltens bei den Salpen hervor, dass „die Anlage zur Unähnlichkeit erst in einem späteren Stadium auftritt, dass also die Knospen von Anfang an kongruent sind“, und nimmt an, dass diese Unähnlichkeit erst durch äußere Einwirkungen, nämlich durch die Lagenbeziehungen zum Stolo hervorgerufen werde.

Ueber das Verhältnis der gregaten zur solitären Form sei erwähnt, dass die ersteren die letzteren an Zahl bedeutend übertreffen. Es erklärt sich dies daraus, dass jedes Kettenindividuum nur 1 bis 5 Embryonen erzeugt, während jede solitäre Form einer Kette von beträchtlicher Individuenzahl den Ursprung gibt. Annähernde Gleichheit in der Zahl der solitären und der gregaten Formen wäre nur dann zu erwarten, wenn man zufällig zu einer Zeit, wo gerade die Embryonen der einzelnen Individuen einer Kette frei geworden wären, fischte, und zwar noch ehe dieselben sich auf ein größeres Gebiet verteilt hätten.

Was die geographische Verbreitung der Salpen anlangt, so hat A., um ein übersichtliches Bild derselben zu geben, nicht nur das Material der Plankton-Expedition benutzt, sondern auch das der Museen in Berlin, Hamburg, Kiel und Lübeck verwendet. Wegen der Verbreitung der einzelnen Arten muss auf die ausführlichen Fundortangaben von Transtedt und Apstein verwiesen werden. Hier sei nur hervorgehoben, dass die Salpen der Hauptsache nach Warmwassertiere sind. Die am weitesten nördlich bez. südlich gelegenen Fundorte liegen mit ganz vereinzelt Ausnahmen in den Ausstrahlungen der betreffenden, vom Aequator ausgehenden warmen Strömungen. So bildet im nordatlantischen Ozean die Nordgrenze des Florida- und Golfstromes zugleich eine Schranke für die Verbreitung der Salpen. Ein Ueberwiegen der Salpen im östlichen Teil des Atlantic (von 40° w. L. ab) ist nach A. nicht anzunehmen. Es ist ja auch nicht einzusehen, warum die nach Westen führenden Strömungen (der Süd- und der Nord-Aequatorialstrom) keine Salpen enthalten sollten. Während bisher westlich vom 40. Grad nur von 11 Fundorten Salpen bekannt waren, hat die Plankton-Expedition in diesem Gebiet 65 Stationen mit Salpenfunden aufzuweisen, und es sind von den 15 erbeuteten Arten 11 über das ganze Gebiet verteilt. Nur eine einzige Art, *Salpa Henseni*, scheint an die Küste gebunden zu sein, alle anderen sind typische Hochseeformen.

Ein Vorkommen in größeren Meerestiefen ist bei den Salpen äußerst selten. Die Angaben Chun's über entsprechende Funde im Mittelmeer können wegen der abweichenden Temperaturverhältnisse dieses Meeresbeckens nicht zum Beweis des Gegenteils angezogen werden: die niedrige Temperatur ist das Haupthindernis gegen das

Einwandern in größere Tiefen. Nur 2 Schließnetzzüge der Plankton-Expedition haben Salpen zu Tage gebracht; einer derselben stammt aus 200—400 m und kann deshalb kaum als eigentlicher Tiefenfang angesehen werden. Der andere durchfischte eine Tiefe von 800—1000 m, und in ihm fand sich eine solitäre *Salpa fusiformis*.

Dass die Salpen keine regelmäßigen Vertikalwanderungen ausführen, d. h. bei Tage nicht von der Oberfläche verschwinden, geht daraus hervor, dass 9 Arten am Tage geküschert wurden. Von den übrigen 6 Arten sind 4 überhaupt nur in 1 oder 2 Stücken erbeutet worden, also sehr selten.

Die Berichte über das schwarmweise Vorkommen von pelagischen Tieren, speziell von Salpen, unterwirft A. einer eingehenden Kritik. So liegen nach A. z. B. 5 Berichte vor, „die alle im Juli oder August große Mengen von *Salpa fusiformis* in der Gegend der Hebriden und Shetlands-Inseln verzeichnen“. Es handelt sich hiernach also nicht um regellose Ansammlungen, sondern vielmehr um ein ganz gesetzmäßiges Vorkommen einer und derselben Art zu bestimmter Zeit in derselben Gegend! A. spricht deshalb in diesem Falle nicht von Schwärmen, sondern von einer „Salpenproduktion“. Ebenso kommt *S. mucronata* nach 4 angezogenen Beobachtungen vom Juli bis Oktober vielleicht an der ganzen atlantischen Küste Großbritanniens häufig vor. In der Kieler Bucht treten im Frühjahr *Chaetoceros*-Formen und im Herbst Ceratien in ungeheuren Mengen auf. Auch hier muss von einer Produktion, nicht von schwarmartigem Vorkommen gesprochen werden.

Unter „Schwarm“ versteht Apstein „die nach Zeit und Ort regellose Anhäufung einer Organismenart“, unter „Produktion“ „das nach Ort und Zeit regelmäßig vorhandene oder wiederkehrende zahlreiche Vorkommen einer Organismenart“.

Die Salpen gehören nach Haeckel zum perennirenden Plankton. A. schließt sich dieser Ansicht an, wenn auch aus ganz anderen Gründen. Das temporäre Vorkommen an einzelnen Küsten steht nur in scheinbarem Widerspruch zum perennirenden auf hoher See, da das erstere von Wind- und Strömungsverhältnissen abhängig ist. Während z. B. Schmidlein nach dreijährigen Beobachtungen in Neapel Salpen im April und Mai als sehr häufig verzeichnet, fehlen dieselben nach den Angaben Vogt's in diesen Monaten an der ligurischen Küste gänzlich. A. schließt hieraus mit Recht, dass ein Rückschluss von den Beobachtungen an den Küsten auf das Vorkommen auf freier See unstatthaft ist. Das Fehlen von Ruhe — oder feststehenden Stadien in dem Entwicklungszyklus der Salpen ist die eigentliche Ursache, weshalb sie dem perennirenden Plankton ange-

hören. Das schließt natürlich nicht aus, dass zu gewissen Zeiten eine stärkere Vermehrung derselben statt hat.

J. Reibisch.

Ursprung und Beschaffenheit gewisser Bakteriengifte.

Von George A. Buckmaster.

Bekanntlich vermag die Zuführung sterilisierter und filtrierter Kulturen von spezifischen pathogenen Organismen in den Körper empfänglicher Wesen entweder deren Tod zu verursachen oder sie immun zu machen, je nach der eingenommenen Menge; ob aber die toxischen Stoffe in der Kultur identisch mit denen sind, die bei der Impfung mit einem chemischen Körper wirksam sind, ist heute noch nicht festgestellt. Man hat sich in den letzten paar Jahren eingehend mit der Beschaffenheit der Bakteriengifte beschäftigt, und erprobte Methoden, die Mikroorganismen aus der Kultur zu entfernen, zusammen mit der Auffindung der geeignetsten Media für die Kultivierung, haben zu einer Aenderung in den Ansichten, die man sich früher von der Art der chemischen Thätigkeit der Bakterien machte, geführt.

Die Geschichte dieser Wissenschaft ist von Paschutin¹⁾ und neuerdings von Gamaleïa²⁾ geschrieben worden. Seybert's Studien über Fäulnis aus dem Jahre 1758 wurden von Gaspard, Magendie und Anderen im Beginn dieses Jahrhunderts wiederaufgenommen, und Stich³⁾ veröffentlichte 1853 seine Arbeit über die giftigen Eigenschaften von gefaulten Eiweißkörpern und Faekalstoffen. Seine Untersuchungen ergaben, dass die wässerigen Auszüge der festen Exkremente eines Tieres in dessen Blut gebracht tödlich wirken, aber im Magen unwirksam sind, und weiter, dass die Zuführung von Exkrementen einer Species in den Verdauungstraktus einer anderen deren Tod herbeiführt. Die klassischen Experimente von Panum⁴⁾ über Fäulnisgifte bewiesen endgiltig, dass diese unorganisierte Substanzen sind, dass sie zum Teil in Wasser löslich sind und die Symptome einer akuten Vergiftung, die zum Tode führt, hervorrufen, zum Teil sich in Alkohol lösen und dieselbe Wirkung wie die Opiumalkaloide haben. Panum's Arbeit hat auf spätere Forschungen wohl sicher einen hervorragenden Einfluss ausgeübt. Durch zahlreiche Beobachtungen fan-

1) Paschutin, Cours de pathologie générale et expérimentale, 1885.

2) Gamaleïa, Les poisons bactériens, 1892.

3) Stich, Die akute Wirkung putrider Stoffe im Blute. Charité-Annalen, 1853.

4) Panum, Virchow's Archiv, Bd. 60, 1874. An dieser Stelle lenkt Panum die Aufmerksamkeit auf seine Arbeit von 1855—1856, die in einem dänischen Blatt, Bibliothek for Læger, April 1856, veröffentlicht worden war. Drei Jahre später gab Busch einen Auszug aus derselben in Schmidt's Jahrbüchern, 1859, Heft 2, S. 213—217.

den Panum's Experimente Bestätigung und Erweiterung, einzelne Forscher isolierten unreine toxische Substanzen aus faulendem Fleisch oder Hefe, während die erste Analyse eines Ptomain's, das durch Pankreasverdauung von Gelatine gewonnen war, durch Nencki 1876 gemacht wurde. Kulturen pathogener Bakterien, künstliche Verdauungen, und die verschiedenen Phasen der Fäulnis organischer Substanz lieferten eine Menge Ptomaine und Leukomaine, aber nur, wenn der Nährboden, auf dem die Bakterien gediehen, Proteinbestandteile enthielt; ferner unterschieden sich die von dem einen Forscher entdeckten Stoffe in chemischer wie physiologischer Beziehung von den durch andere aufgefundenen. Diese Untersuchungen stützten eigentlich die Ansicht, dass die durch die Bakterien entstandenen Toxine aus einer spezifischen Zerlegung von Eiweißkörpern resultieren, aber alle späteren Arbeiten haben erwiesen, dass man diese Idee aufgeben muss, und obgleich die Bakteriengifte vielleicht zu den Eiweißen in naher Beziehung stehen, so existieren sie doch in den meisten toxischen Flüssigkeiten in unauflöslich kleinen Mengen; sie lassen sich nur schwer in reinem Zustand herstellen, und eine genaue Kenntnis ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften gibt es nicht.

Die physikalischen Eigentümlichkeiten einiger Toxine lassen sich vielleicht aus ihrem Verhalten bei Lösungs-, Filtrations- und Dialyseversuchen ableiten. Charrin und Gley¹⁾ haben drei verschiedene Gruppen von Substanzen aus Kulturen vom *Bacillus anthracis* und *Bacillus pyocyaneus* unterschieden, die in chemischen, physikalischen und pathogenen Eigenschaften von einander verschieden sind,

Das Studium der Wirkung toter Bakterien auf den lebenden Körper²⁾ führte zu der Ansicht, dass tote Tuberkelbacillen selbst ein Toxin enthalten, dass ferner die Bacillen, wenn man sie direkt in ein Gefäß bringt, eine Reihe von Symptomen verursachen, auf deren Höhepunkt der Tod erfolgt. Die Autopsie ergibt alsdann, dass verschiedene Organe, besonders die Lungen, von ganz kleinen Granulationen durchsetzt sind, die aus epitheloiden Zellen bestehen und Tuberkel-

1) Charrin und Gley, Archives de Phys., 1891. Die erste Gruppe gibt einen Niederschlag mit Alkohol und diffundiert leicht. Die toxischen Wirkungen auf ein Kaninchen, bestehend im Fieber, Darmhämorrhagien und Albuminurie, hängen von der eingegebenen Dosis ab. Die Toxine der zweiten Gruppe sind löslich in Alkohol und diffundieren nicht durch Membranen. Sie verursachen Konvulsionen bei Einwirkung auf das Nervensystem. Die dritte Gruppe bilden flüchtige Körper, die man durch Destillation des Filtrates erhält; die Erregbarkeit des vasomotorischen Systems wird durch sie herabgesetzt oder selbst zeitweise aufgehoben.

2) Prudden und Hoenpfl, New-York Medical Journal, 1891; Strauss und Gamaleja, Archives de med. expérimentale, 1891; Grancher und Ledoux-Lebard, ibid., 1892.

bacillen enthalten; die Ausdehnung, in der die Organe ergriffen sind, hängt bloß von der Menge der eingeführten toten Bacillen ab. Aus Experimenten der Art zog man den Schluss, dass tote Tuberkelbacillen einen Stoff enthalten, der eine tuberkulöse Verkäsung verursacht, die sich in denselben eigentümlichen Verletzungen äußert, die durch lebende Bacillen verursacht werden. Doch das Studium der Histogenese der tuberkulösen Prozesse ergab, dass Granulationsknötchen, die aus epitheloiden Zellen und Riesenzellen bestehen, gar nicht spezifische pathologische Bildungen sind, deren Ursache lebende oder tote Bacillen bilden, sondern dass indifferente Fremdkörper dieselben Veränderungen setzen können¹⁾. Die durch die toten Bacillen hervorgerufene Affektion ist darum keine richtige Tuberkulose, sondern eine Krankheit, bei der Knötchen, die den durch lebende Bacillen verursachten ähneln, in den Organen versprengt sind.

Doch ist es immerhin möglich, dass ein Gift oder die Vorstufe zu demselben vorhanden ist, gerade so wie es mit den Enzymen und Zymogenen bei der Zelle der Fall ist, und dass es durch synthetische Prozesse des Protoplasmas entsteht. Man weiß bestimmt, dass völlig abgeschwächte Kulturen kein spezifisches Toxin bilden; dennoch gehen nach Buchner²⁾ und seinen Kollegen gewisse Proteine, Abkömmlinge des plasmatischen Inhalts der Bakterienzelle, in die Kulturflüssigkeiten über und regen zu sehr starkem Wachstum an. Diese Proteine nan besitzen die Fähigkeit, akute Leukocytose und eine heftige entzündliche Reaktion hervorzurufen. Eiweiß- und stärkeverdauende Fermente sind in pathogenen Bakterien nachgewiesen worden, und Macfadyen³⁾ bewies, dass Glycerinextrakte einiger rasch verflüssigender Mikroorganismen nicht bloß Enzyme, wie Trypsin und Diastase, enthalten, sondern dass auch spezifische Toxine aus der Choleraspirille und dem *Vibrio Metchnikovi* dargestellt werden können. Mit Glycerin extrahierte auch Löffler⁴⁾ ein Diphtherietoxin aus Kulturen, die auf gehacktem Fleisch gewachsen waren, aber in dem Fall stammte das Gift sowohl von den Bacillen als von dem Nährboden. Was die Frage anlangt, inwieweit ein Mikroorganismus ein Toxin als das Produkt seines eigenen Stoffwechsels liefert, so ist dafür die neue Arbeit von Uschinsky von Wichtigkeit. Roux und Yersin⁵⁾ halten das Diphtheriegift für ein Enzym, Brieger und Fränkel⁶⁾ sprechen es

1) Baumgarten, Histogenese des tuberkulösen Prozesses, 1885.

2) Buchner, Berliner klinische Wochenschrift, 1890 und Centralblatt für Chirurgie, 1890, Nr. 50.

3) Journ. of Anat. and Phys., April 1892.

4) Löffler, Deutsche med. Wochenschrift, 1889, Nr. 5 u. 6.

5) Roux und Yersin, Annales de l'Institut Pasteur, 1888, 1889, 1890.

6) Brieger und Fränkel, Berliner klin. Wochenschrift, 1890.

als Toxalbumin an, geben aber zu gleicher Zeit zu, dass die Gifte von Cholera, typhösem Fieber und von pathogenen Staphylokokken Globuline sind. Nach anderen Forschern ist das Diphtheriegift eine Albumose oder ein dem Pepton nahestehender Körper oder eine Form der Nucleoalbumine.

Fermi¹⁾ züchtete nichtpathogene Mikroorganismen auf Nägeli's Flüssigkeit unter Zusatz von 1 bis 5 Prozent Glycerin. Er isolierte dann Enzyme, die in ihrer Wirksamkeit dem Trypsin ähnelten, aus Kulturen von *Micrococcus prodigiosus* und *Bacillus pyocyaneus*. Guinochet²⁾ züchtete den Löffler'schen Diphtheriebacillus auf Bouillon und auch auf Urin, und erhielt durch Filtration ein Toxin. Dasselbe wirkte nicht sehr stark, genügte aber, um Meerschweinchen zu töten. Seitdem man das Gift auch in eiweißfreien Medien dargestellt hat, ist er der Ansicht, dass man das Toxin nicht als ein Toxalbumin ansehen darf, und bei einer späteren Untersuchung erwies es sich, dass sich die chemische Natur dieses spezifischen Toxines nicht genau feststellen lässt. Viele pathogene Keime wachsen auch gut auf einer von Gamaleja angegebenen Flüssigkeit, die gänzlich eiweißfrei ist, aber Glycerin, gewöhnliches Kochsalz und Liebig's Fleischextrakt enthält.

Uschinsky's Untersuchungen³⁾ führten zu Nährsubstraten, die weder Eiweiß noch Pepton, sondern bloß chemisch genau bekannte Körper enthalten. In seiner ersten Mitteilung hat der Nährboden folgende Zusammensetzung:

Wasser	1000
Glycerin	40—50
Natriumchlorid	5—7
Ammoniumlactat	10
Calciumchlorid	0,1
Magnesiumsulfat	0,2
Kaliumbiphosphat	1

Bei einigen pathogenen Organismen, z. B. bei Löffler's Diphtheriebacillus, fügt man 0,5 Prozent Harnstoff oder 0,02 Prozent Harnsäure hinzu, und in einigen Fällen auch verschiedene Mengen Zucker.

Auf dieser Nährflüssigkeit wächst weder der Tuberkelbacillus noch Eberth's Typhusbacillus, dagegen gedeiht auf ihr die Cholera-spirille und der *Vibrio Metchnikovi* üppig. Lässt man den Löffler'schen Bacillus auf harnstoff- und harnsäurefreier Flüssigkeit wachsen, so bekommt man ein Filtrat, dessen Giftigkeit nicht sehr erheblich ist, denn 15—13 ccm bilden erst eine letale Dosis. Dagegen erhält

1) Fermi, Centralblatt für Physiologie, 1891.

2) Guinochet, Archives de med. exp., vol. IV, Nr. 4 und Compt. Rend., 114, Nr. 11.

3) Ushinsky, Archives de med. exp., Nr. 3, 1893.

man bei Anwesenheit von Harnstoff oder Harnsäure ein Filtrat, von dem schon 1,5 ccm zum Tode führen. Die Kulturen sind sicherlich an Virulenz sehr verschieden, ihre Abschwächung im ersten Fall ist von Dauer. Die folgenden Generationen der primär auf dem Uschinsky'schen Substrat abgeschwächten Kulturen behalten, auch wenn sie auf gewöhnlicher Glycerinbouillon wachsen, diese Eigenschaft. Das gänzlich abgeschwächte Gift vermag es auch in den nächsten Generationen zu bleiben. Wenn man die Cholera- und Diphtherietoxine auf ihr chemisches Verhalten prüft, so findet man, dass sie die Milon'sche Eiweißreaktion geben, und ebenso die Biuret- und die Kanthoproteinreaktion. Sublimat, Alkohol, Bleiacetat, Essigsäure mit Ferrocyankalium geben eine Fällung, bloß das Diphtherietoxin gibt die letztere Reaktion nicht. Aus dem deutlichen Auftreten dieser Reaktionen darf man schließen, dass die Cholera- und Diphtherietoxine Eiweißkörper sind, ähnlich den Peptonen oder den Albumosen, und dass sie auf synthetischem Wege von den Mikroorganismen gebildet werden. Der letzte Teil dieses Schlusses ist wahrscheinlich richtig und von hohem Interesse, jedoch sind noch weitere chemische Untersuchungen erforderlich, ehe die eiweißartige Beschaffenheit dieser Toxine als erwiesen angesehen werden kann.

In einer späteren Mitteilung¹⁾ veröffentlicht Uschinsky die Resultate weiterer Studien über die Gifte, die von Typhus-, Cholera-, Diphtherie- und Tetanusbacillen dann produziert werden, wenn die Flüssigkeit, auf der sie gezüchtet werden, folgende Zusammensetzung hat:

Wasser	1000
Glyzerin	30—40
Natriumchlorid	5—7
Calciumchlorid	0,1
Magnesiumsulfat	0,2—2
Dikaliumphosphat	2—2,5
Ammoniumlactat	6—7
Natriumasparaginat	3—4

Der Tetanusbacillus gedeiht hierauf, wenn man 1—2 Teile Zucker hinzuthut und den Sauerstoffzutritt durch eine alkalische Lösung von Pyrogallussäure verhindert. Dann schreitet das Wachstum durch dieselben Phasen fort, wie sie bei der Kultur auf Bouillonmedien beobachtet sind, die Bacillen sind nur etwas dünner als normal. Die filtrierten Kulturen haben stark giftige Eigenschaften; 6—8 cm genügten, um Kaninchen von mittlerem Gewicht damit zu töten. Das in dem Filtrat enthaltene Gift wird durch Alkoholzusatz zerstört, auch wenn

1) Uschinsky, Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, Sept., 1893.

es im Vacuum bei 30—36° konzentriert ist; der Effekt wird besonders deutlich, wenn man bei Zutritt von Tageslicht arbeitet. Man bekommt das Toxin des Filtrates durch Fällung mit Calciumphosphat, eine Methode, die zuerst von Brücke zur Trennung von Fermenten des Magensafts angewendet wurde. In chemischer Hinsicht ähnelt das Toxin nach Uschinsky einem Enzym; diese Ansicht wird gestützt durch frühere Untersuchungen von Roux und Yersin über Diphtherie und auch durch Arloing und Andere aufrecht erhalten.

Wenn Tetanusbacillen in den Organismus geraten, so produzieren sie stets ein Toxin, das sich von der Impfstelle aus im Körper weiter verbreitet. Die Beobachtungen von Courmont und Doyon¹⁾ stützen nun die Hypothese, dass diese toxischen Stoffe, die den Tetanus verursachen, durch die innerhalb des Organismus erfolgende Thätigkeit eines löslichen Fermentes entstehen, das durch den Bacillus von Nicolaier gebildet wird. Die genannten Forscher glauben, dass der Körper, der die Krämpfe hervorruft, ein strychninähnliches Gift ist, das durch Reizung der Endigungen der sensiblen Nerven die typischen Kontraktionen herbeiführt. Aber das ist nicht das eigentliche Tetanustoxin, denn dieses scheint ein pathogenes Ferment zu sein, und zwar deswegen, weil nach Injektion von 3—4 ccm vom Filtrat der Tetanuskultur, die man entweder subkutan oder ins Blut oder in die Muskulatur macht, 24—36 Stunden bis zum Beginn der Wirkung verfließen, und weil diese Zeitdauer auch durch Injektion des hundertfachen Quantums nicht beseitigt werden kann; das Filtrat wirkt also sicherlich nicht unmittelbar. Doch überträgt man Blut von einem Tier mit entwickeltem Tetanus auf ein anderes, so verfällt das infizierte sofort in den tetanischen Zustand, der sich bis zur Ausscheidung des Giftes erhält. Daraus geht hervor, dass der oder die Körper im Filtrat der Bacillen physiologisch vollständig anders wirken, als die im Blut enthaltenen Körper, und man kann auch aus den Muskeln der mit Tetanusfiltrat getöteten Tiere ein strychninähnliches Gift bekommen, das auch gegen langes Kochen widerstandsfähig bleibt, während schon eine Temperatur von 65° C das im Filtrat enthaltene Gift zerstört. Diese Experimente berechtigen zweifellos zu dem Schluss, dass die Körper, die den Tetanus verursachen, durch Einwirkung eines von dem Nicolaier'schen Bacillus gelieferten löslichen Fermentes oder Enzymes auf den Organismus entstehen.

Das Tetanustoxin lässt sich außerordentlich leicht zerstören. Chemische und physikalische Agentien, z. B. eine Temperatur von 65° C. auf 5 Minuten, direktes Sonnenlicht, das fünfzehn bis achtzehn Stunden einwirkt, schwache Säuren und Alkalien vernichten die Wirksamkeit eines Tetanusfiltrates, und es ist ganz unmöglich, das Toxin zu

1) Courmont und Doyon, Société de Biologie, Nr. 10 u. 21, 1893.

fällen, ohne ihm gleichzeitig seine spezifischen Eigentümlichkeiten, die es noch besitzt, teilweise oder vollständig zu nehmen. Immerhin sind Versuche, das Tetanustoxin zu isolieren, immer wieder gemacht worden; die letzte Arbeit nach dieser Richtung ist die von Brieger und Georg Cohn¹⁾. Tetanusfiltrate sind in ihrer Virulenz verschieden je nach dem Medium, auf dem der *Bacillus* gewachsen ist; ein konzentriertes, unreines Gift, das dreimal so stark als das direkte Gift war, das Kitasato benutzte, wurde aus einem Nährboden erhalten, der aus Kalbfleischbrühe bestand, die 1 Prozent Pepton und 5 Prozent Kochsalz enthielt. Zunächst wurde das Gift aus dem sterilen Filtrat durch Sättigung mit Ammoniumsulfat ausgefällt. Der Niederschlag schwamm auf der Oberfläche; er wurde abgehoben, auf porösen Platten von der Flüssigkeit getrennt und im Vacuum getrocknet. Sämtliches Toxin befand sich in dem Niederschlag, denn die zurückbleibende Flüssigkeit war nicht giftig. Das so dargestellte rohe Gift enthielt ungefähr 6 Prozent Ammoniumsulfat und andere Salze, Proteine und Peptone, Amidosäuren und flüchtige riechende Stoffe, seine Wirksamkeit wurde weder durch Erwärmung bis auf 60° C. noch durch absoluten Alkohol, dem 1 Prozent Sublimat zugesetzt war, aufgehoben. Die Proteinverunreinigungen wurden durch basisch essigsäures Blei mit einer Spur Ammoniak entfernt, die übrigen vermittelst Dialyse. Durch Eindampfen der diffundierten Flüssigkeit im Vacuum bei 20° C. erhielt man das Tetanotoxin in Form leicht gelber, durchscheinender Blättchen, die in Wasser löslich und linksdrehend sind. Es enthält nur wenige Aschenbestandteile und gibt viele der gewöhnlichen Eiweißreaktionen nicht. Calciumphosphat, von Yersin und Roux mit Erfolg bei ihren Arbeiten über das Diphtheriegift angewandt, fällt das Toxin nicht aus seinen Lösungen, wie das bei Enzymen der Fall ist. Das Gift ist phosphorfrei. Obgleich es dadurch, dass es die Biuretreaktion und eine Fällung mit Ammoniumsulfat gibt, nicht minder als andere Körper den Proteinen ähnelt, so will man doch das spezifische Tetanustoxin nicht zur Gruppe der Proteine zählen, weil es in seinem chemischen Verhalten nicht zu den Gliedern dieser Klasse passt. Das amorphe Cholera Gift ist auch von Brieger und Cohn durch Kulturen auf Uschinsky's Nährflüssigkeit ohne Magnesiumsulfat untersucht worden. Nach dem, was man für gewöhnlich unter Eiweißkörper versteht, ist auch dieses keiner.

Die von den beiden Forschern isolierten Toxine stellen sicher eine sehr stark konzentrierte Form des Giftes dar; denn schon 0,23 mg bilden eine letale Dosis für einen Erwachsenen. Man bekommt einen Begriff von der Virulenz, wenn man sie mit der von Atropin und Strychnin vergleicht, von denen mindestens 130 mg und 30—100 mg

1) Brieger und Georg Cohn, Zeitschrift für Hygiene, 1893.

zu einer letalen Dosis gehören. Es ist noch möglich, dass diese Untersuchung noch nicht das eigentliche Toxin ergeben hat. Durch die Arbeiten vieler Forscher ist es erwiesen, dass die amorphen Produkte der Mikroorganismen dem Körper sowohl schädlich als dienlich sein können; sie sind vielleicht das Resultat einer synthetischen Thätigkeit bestimmter Bakterien, und existieren vielleicht im Protoplasma; aber die eigentlichen physikalischen und chemischen Eigenschaften der Körper, die sozusagen imponderabel sind wie die Enzyme, sind bis heute unbekannt. Gerade ebenso wie die Beobachtung der peptonisierenden oder der stärkelösenden Wirkung der einzige gültige Beweis für die Anwesenheit von Pepsin oder Ptyalin ist, ebenso sind die spezifischen Vergiftungserscheinungen, die durch die Toxine spezifischer Mikroorganismen hervorgerufen werden, in vielen Fällen für diese viel charakteristischer und für die Diagnose geeigneter als die paar chemischen und physikalischen Reaktionen, die uns heute zur Verfügung stehen.

Neuere Beiträge zur Kenntnis der Biologie der Bakterien. Von Dr. Dieudonné.

1) Die bakterientötende Kraft des Lichts.

Die ersten Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf Mikroben wurden von den Engländern Downes und Blunt im Jahre 1877 ausgeführt. Dieselben fanden, dass diffuses Tageslicht das Wachstum der Bakterien verlangsamt und direktes Sonnenlicht dasselbe völlig hemmt. Seitdem ist diese Thatsache durch eine große Reihe von Versuchen im Großen und Ganzen bestätigt worden, doch gehen die Angaben über die zur Abtötung notwendige Dauer der Einwirkung des Lichts, sowie über die Bedeutung der einzelnen Strahlen des Spektrums sehr auseinander. Der Hauptgrund hiefür ist in der verschieden gewählten Versuchsanordnung der Autoren zu suchen, welche teils verschiedene Bakterien-Arten teils auch völlig verschiedene Nährböden für ihre Belichtungsversuche benutzten. Eine weitere wesentliche Ursache für die sich vielfach widersprechenden Resultate war, wie Buchner [1] durch seine Versuche bewies, die, dass in der Regel Massenkulturen auf Agar oder Kartoffeln verwendet wurden, wobei naturgemäß die oberflächlichen Schichten den tieferen gegen den Lichteinfluss bis zu einem gewissen Grade Schutz gewährten. Deshalb suspendierte B. verschiedene Bakterienarten im Nähragar gleichmäßig, goß aus dem Agar Platten und setzte diese dem Lichte aus; hiebei fand sich, dass die Bakterien unter der Einwirkung des direkten Lichtes schon in 1—1½ Stunden und unter der des diffusen Tageslichtes in 5 Stunden abgetötet waren. Ferner zeigte sich, dass auch das elektrische Licht im stande war, die in Agarplatten suspendierten

Keime nach 8stündiger Einwirkung zu töten. Außerordentlich anschaulich lässt sich die schädliche Wirkung des Lichtes auf Bakterien dadurch nachweisen, dass man auf die Unterfläche einer sog. Petri'schen Schale ein Kreuz oder Buchstaben aus schwarzem Papier aufklebt, dann die Schalen 1—1½ Stunden dem Licht aussetzt und hierauf in den Brutschrank bei 37° stellt. Nach 24 Stunden zeigen sich die Buchstaben ganz scharf auf der Agarplatte; unter dem Schutz des schwarzen Papiers kommen die Bakterienkolonien zur Entwicklung, während die übrige ungeschützte Partie steril bleibt.

Um auch den Beginn der Entwicklungshemmung der Bakterien durch das Licht zu bestimmen, benutzte Referent [2] zu seinen Versuchen Pigmentbakterien, welche den Vorteil bieten, dass sich schon geringe Entwicklungsstörungen durch den Verlust der Farbstoffproduktion zu erkennen geben, und dass man also ziemlich genau den Beginn der schädigenden Wirkung und den der völligen Abtötung bestimmen kann. Es zeigte sich, dass das direkte Sonnenlicht im März, Juli und August schon nach einer halben Stunde und im November nach 1½ Stunden Einwirkung eine deutliche Entwicklungshemmung verursachte; zur völligen Abtötung bedurfte es im März, Juli und August 1½, im November 2½ Stunden. Das diffuse Tageslicht bewirkte im Frühjahr (März) und im Sommer (Juli) in 3½ Stunden, im Winter in 4½ Stunden deutliche Entwicklungshemmung und in 5 bis 6 Stunden völlige Abtötung. Die Resultate waren genau dieselben, wenn man, um die Wirkung der Wärmestrahlen möglichst auszuschließen, das Licht zuvor eine 1½ cm breite Schicht einer Alaunlösung passieren ließ. Um zu untersuchen, welche Strahlen des Spektrums die wirksamen seien, wurden auf die Schalen flache, runde Flaschen mit verschiedenen Lösungen gelegt, deren Absorptionsstreifen vorher bestimmt waren; und zwar eine wässrige Kaliumbichromatlösung, welche Rot, Gelb und Grün durchlässt und Blau und Violett stark absorbiert, eine Kupferchloridlösung, welche hauptsächlich nur die grünen Strahlen durchlässt, und eine schwefelsaure Kupferoxyd-Ammoniaklösung, welche Blau und Violett durchlässt, dagegen Rot, Gelb und Grün absorbiert. Unter der Kaliumbichromatlösung war die Entwicklung eine sehr üppige, so stark wie bei der im Dunkeln gehaltenen Kontrolplatte; bei der Kupferchloridlösung zeigte sich eine geringe Entwicklungshemmung, unter der Kupferoxyd-Ammoniaklösung waren sämtliche Keime getötet. Die roten und gelben Strahlen ließen also keine schädigende, die grünen eine leicht entwicklungshemmende, die blauen und violetten Strahlen eine sehr starke tötende Wirkung auf die Bakterien erkennen. Dasselbe Resultat wurde erhalten bei Benützung eines ca. 2 m breiten Spektrums, welches von einem starken Bogenlicht mittels Rutherford'schen Prismas erzeugt wurde und in dessen verschiedene Teile die Schalen gebracht werden konnten. Das

Wachstum und die Pigmentbildung war in dem ultraroten, roten, orangen und gelben Teil des Spektrums sehr üppig, auch zwischen den Linien D und E konnte eine sichtbare Schädigung des Wachstums nicht nachgewiesen werden, dagegen zeigte sich im Grünen zwischen E und F eine deutliche Entwicklungshemmung, indem die Pigmentbildung hier ausblieb und im blauen, violetten und ultravioletten Teil des Spektrums waren die Bakterien stets abgetötet.

Eine vielbestrittene Frage in der Litteratur war die, ob das Licht die Bakterien selbst oder den Nährboden beeinflusst, indem es hier chemische Veränderungen hervorruft, welche der Entwicklung der Keime ungünstig sind. Hierzu wurden folgende Versuche gemacht: Die Unterfläche einer Schale mit frisch gegossenem, sterilem Agar wurde mit einem Kreuz aus schwarzem Papier bedeckt, dann 2 Stunden dem Sonnenlicht ausgesetzt und nun nachträglich geimpft. Ueberließ man darauf die Platte im Dunkeln der Entwicklung, so war das Wachstum und die Pigmentbildung auf der belichteten und auf der unbelichteten, durch das Papier geschützten Partie genau gleichmäßig. Da nun die Pigmentbakterien gegen Veränderungen des Nährbodens äußerst empfindlich sind und leicht ihre Fähigkeit Farbstoff zu bilden verlieren, so scheinen die Versuche ein Beweis dafür zu sein, dass die ungünstige Einwirkung des Lichtes sich hauptsächlich auf die Bakterien selbst und nicht auf die Veränderung des Nährbodens erstreckt.

Durch eine Reihe weiterer Untersuchungen [3] wurde nachgewiesen, dass für die keimtötende Kraft des Lichts die Bildung von Wasserstoffsuperoxyd ein wesentlicher Faktor ist. Wenn man ungeimpfte Agarplatten ca. $\frac{1}{2}$ Stunde dem Sonnenlicht aussetzte, so konnte sehr deutlich die Anwesenheit von H_2O_2 , sowohl mittels der Schoenbein'schen Reaktion als auch mit andern empfindlichen Reaktionen (Aether und Kaliumbichromat) konstatiert werden. Sehr anschaulich ließ sich die Bildung der H_2O_2 durch das Licht demonstrieren, wenn man verflüssigtes Agar in einer Petrischale erstarren ließ, dann die eine Hälfte der Unterfläche mit schwarzem Papier bedeckte und hierauf die Schale mit der Unterfläche nach oben dem Sonnenlichte aussetzte. Man konnte dann nur auf der belichtet gewesenen Hälfte deutlich H_2O_2 nachweisen, während stets auf der durch das Papier geschützten unbelichteten Seite die Reaktion ausblieb. Bei intensivem Sonnenlicht war die Bildung von H_2O_2 schon nach 10 Minuten, bei diffusem Tageslicht in $3\frac{1}{2}$ —4 Stunden nachzuweisen. Um zu prüfen, welche Strahlen des Spektrums die wirksamen seien, wurden die oben beschriebenen Methoden darauf angewandt, und es zeigte sich, dass auch hier die blauen und violetten Strahlen die wirksamen, die roten und gelben dagegen ohne jede Bedeutung waren. Das unter dem Einfluss des Lichtes gebildete H_2O_2 zersetzte sich sehr rasch im Dunkeln wieder; sobald man dann dieselbe Platte wieder dem Lichte aussetzte, bildete sich auch wieder H_2O_2 .

bakterientötende Kraft des Lichtes zu Stande kommt, gibt der Nachweis von H_2O_2 eine einigermaßen befriedigende Erklärung. Die antiseptische Wirkung des H_2O_2 den Bakterien gegenüber wird sich sicher unter solchen Bedingungen, in denen das Wasserstoffsuperoxyd im Entstehungszustande einwirkt, am kräftigsten entfalten. Die Bakterien vermögen, wie überhaupt jede tierische und pflanzliche Zelle, energisch H_2O_2 zu spalten und Sauerstoff frei zu machen; wenn man Bouillonkulturen mit H_2O_2 übergießt, so sieht man massenhaft Gasbläschen aufsteigen.

Zur Untersuchung der Frage, ob die Bildung von H_2O_2 von wesentlicher Bedeutung für die keimtötende Wirkung des Lichts ist, wurden Belichtungsversuche unter O-Abschluss gemacht; wie natürlich war auf Agarplatten auch nach 2stündiger Belichtung kein H_2O_2 nachzuweisen. Versuche mit einem fakultativen Anaëroben (*Bact. coli*) ergaben, dass eine Belichtung von 4 Stunden bei Sauerstoffabschluss noch nicht hinreichte, um denselben abzutöten, während bei O-Zutritt schon $1\frac{1}{4}$ Stunden hiezu genügten. Milzbrandsporen, welche unter Einwirkung von Sonnenlicht und Luft in $3\frac{1}{2}$ Stunden abgetötet waren, zeigten auch nach 7stündiger Belichtung unter O-Abschluss weder eine Aufhebung des Wachstums noch eine Verminderung der Virulenz. Endlich konnten Tetanussporen bei Sauerstoffabschluss durch 9stündige Einwirkung nicht getötet werden.

Auch in Wasser konnte nach 2stündiger Belichtung die Anwesenheit von H_2O_2 besonders in den oberen Schichten nachgewiesen werden. Für die Selbstreinigung der Flüsse, soweit wenigstens dieselbe in einer Abnahme der Zahl der lebenden Bakterien besteht, gibt die bakterientötende Kraft des Lichtes und die Wasserstoffsuperoxydbildung eine wenigstens teilweise befriedigende Erklärung. Den experimentellen Nachweis hat Buchner [4] erbracht, indem er fand, dass in einem Wasser, welches zu Beginne des Versuches ca. 100 000 Keime enthielt, schon nach einstündiger Exposition im Sonnenlichte keine Keime mehr nachgewiesen werden konnten. Dieser Lichteinfluss auf Bakterien äußert sich, wie Buchner [5] an Versuchen im Starnberger See demonstrieren konnte, auch in tieferen Schichten des Wassers noch ziemlich kräftig; so war derselbe in einer Tiefe von 1,6 m noch ebenso stark wie außerhalb des Wassers. Bei 2,6 m war noch ein deutlicher Unterschied zwischen belichteten und beschatteten Keimen vorhanden, bei 3,1 m Tiefe war dieser Unterschied nur eben noch wahrnehmbar. Auch im fließenden Wasser (Isar) konnte die Abhängigkeit der Zahl der Keime vom Lichteinfluss durch Vergleich der Tages- und Nachtperiode deutlich nachgewiesen werden. Eine daraufhin gemachte Untersuchung von 6 Uhr Abends bis 6 Uhr Morgens ergab folgendes Resultat:

Zeit der Wasserentnahme	Kolonien pro 1 cem Wasser
6 $\frac{1}{4}$ Uhr Abends	160
8 $\frac{3}{4}$ " "	5
11 " "	8
12 " "	107
1 $\frac{3}{4}$ " Morgens	380
3 " "	460
4 " "	520
5 " "	510
6 $\frac{1}{4}$ " "	250.

Die bis Mitternacht entnommenen Wasserproben ließen also in ihrem Keimgehalt die vorhergehende Wirkung des Tageslichts, die von Mitternacht bis Sonnenaufgang entnommen aber den die Bakterienvermehrung begünstigenden Einfluss der Dunkelheit erkennen. Der letztere Einfluss vermag natürlich nicht sofort nach Untergang der Sonne, sondern erst nach einigen Stunden im wieder zunehmenden Keimgehalte des Wassers sich zu äußern.

Auch Fischer [6] konnte bei seinen interessanten Untersuchungen über die Bakterien des Meeres als Grund für die eigentümliche Verteilung der Bakterien an der Oberfläche und in der Tiefe keinen andern Grund als die Wirkung des Lichts finden. Der Keimgehalt der Proben aus 400 m Tiefe war regelmäßig, derjenige von Proben aus 200 m in fast der Hälfte der Proben weit größer als in der jedes Mal an derselben Stelle entnommenen Oberflächenprobe. Wenn sich der durchschnittliche Keimgehalt bei den Proben aus 400 m Tiefe auf 114 stellte, so betrug derselbe bei den 4 entsprechenden Oberflächenproben nur 14. Und wenn bei den Proben aus 200 m Tiefe, die im Südäquatorialstrom entnommen wurden, der durchschnittliche Keimgehalt 187 betrug, so war derselbe bei den entsprechenden Oberflächenproben nur 23. Außerdem war wiederholt zu beobachten, dass in den aus den Tiefwasserproben angelegten Aussaaten die Entwicklung der Kolonien weit rascher und kräftiger erfolgte als in den gleichzeitig angelegten und unter genau denselben Bedingungen gehaltenen Aussaaten der Oberflächenkolonien, wofür sich wohl kaum eine andere Erklärung geben lässt, als dass die in den Oberflächenproben zur Entwicklung gelangten Kolonien von Keimen ausgegangen waren, die bereits durch die Sonne eine Schädigung erfahren hatten. Ferner konnte auch hier wiederholt ein beträchtlicher Unterschied der Keime in den verschiedenen Tageszeiten konstatiert werden. So erwies sich der Keimgehalt des Meerwassers zwischen den Cap-Verdischen Inseln und Trinidad in einer Breite zwischen 17° und 11° an der Oberfläche am Nachmittag durchweg als ein recht niedriger (durchschnittlich 46), während derselbe am Morgen bei bzw. unmittelbar nach Sonnenaufgang bedeutend höher war (Durchschnitts-Keimgehalt 501). In Tiefen von 800—1100 m

konnten noch mit Sicherheit Keime nachgewiesen werden, dagegen ergaben Proben aus dem Meeresgrunde (1500—5250 m Tiefe) negative Resultate. Die Menge der Keime nahm mit der Entfernung vom Lande schnell ab und war unter gewöhnlichen Umständen in 3—5 km Abstand nur gering.

Offenbar scheint also die Empfindlichkeit gegen Licht eine ziemlich weit verbreitete Eigenschaft bei den Bakterien zu sein, ohne dass man deshalb von einer allgemeinen Eigenschaft sprechen dürfte. Es gibt wieder andere Arten, welche durch das Licht begünstigt werden; so entdeckte Engelmann [7] in einem Rheinarm zu Utrecht ein *Bact. photometricum*, welches bei Abschluss des Lichtes in eine Art von Dunkelstarre versetzt wird, die nur durch das Licht aufgehoben werden kann. Alle in einem Tropfen befindlichen Individuen sammeln sich in dem beleuchteten Teile desselben an. Die Eigenschaft des Mikrobion war so konstant, dass der Verfasser dieselbe zur Prüfung der Diathermanität einiger Medien benützte.

Für die praktische Hygiene ist jedoch diese Bakterienart ohne Bedeutung, während gerade die bei Verschleppung von Epidemien durch Wasserläufe in Betracht kommenden Bakterien (Typhus, Cholera etc.) durch das Licht sicher geschädigt bzw. abgetötet werden.

2) Ueber die Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ungünstige Temperaturverhältnisse.

Schon lange war es bekannt, dass der plötzliche Uebergang aus einer günstigen in eine ungünstige Temperatur stets eine mehr oder weniger starke Schädigung der Bakterien bewirkt, die sich dadurch kennzeichnet, dass entweder kein oder nur dürftiges oder aber anormales Wachstum d. h. Entwicklung unter Verlust charakteristischer Merkmale eintritt. So bildet der bei 20—22° einen roten Farbstoff und Trimethylamin produzierende *Microc. prodigiosus*, bei 38—39° gezüchtet, Kolonien, welche diese Merkmale vermissen lassen. Dieselben treten jedoch sofort wieder hervor, wenn die Weiterzüchtung wieder unter normalen Bedingungen vorgenommen wird. Der bei 37° einen prachtvollen grünen Farbstoff bildende *Bac. pyocyaneus* wächst nach einigen bei 42,5° gehaltenen Kulturen vollkommen farblos. Referent [8] wollte nun untersuchen, ob nicht ein langsamer Uebergang aus der günstigen in die ungünstige Temperatur durch Einschaltung vieler Umcüchtungen bei dazwischen liegenden Temperaturen diese Anfangsschädigung vermindern könne. Von vornherein war es wahrscheinlich, dass bei den Bakterien ähnlich wie bei andern Organismen zuweilen eine Gewöhnung, eine Akklimatisation an abnorme Existenzbedingungen stattfinden kann. Für chemische Stoffe, speziell Antiseptica war ein solches Anpassungsvermögen schon früher bewiesen.

So konnte Kossiakoff [9] bei einer größeren Reihe von Bakterien durch fortgesetztes Umzüchten in Bouillon mit langsam zunehmenden Mengen antiseptischer Stoffe die Mikroben gegen diese Körper widerstandsfähiger machen, so dass dieselben schließlich noch da ganz gut wuchsen, wo die nicht angepassten sofort zu Grunde gingen. Trambusti [10] benützte zu seinen Versuchen pathogene Bakterien, dieselben wurden in gewöhnlicher Bouillon gezüchtet und in solcher, welcher langsam steigende Zusätze von Sublimat (von 1:40000 bis 1:1000) hinzugefügt waren. Dabei zeigte sich ebenfalls, dass die Mikroorganismen eine ausgezeichnete Fähigkeit hatten, sich an Antiseptica zu gewöhnen und dadurch eine Widerstandsfähigkeit gegen dieselben erhielten, welche sie vorher nicht besaßen. Bezüglich der Erhaltung der Virulenz verhielten sich die verschiedenen Arten verschieden. Einige bewahrten ihre volle Virulenz, so lange überhaupt noch Lebensfähigkeit vorhanden war, andere dagegen ließen schon bald eine Einbuße in ihrer Pathogenität, eine deutliche Abschwächung erkennen. Bei einer Anzahl farbstoffbildender Bakterien konnte Galeotti [11] eine deutliche Anpassungsfähigkeit an Antiseptica feststellen; bei Zusatz von Carbolsäure (2‰ — 3‰) verloren die untersuchten Pigmentbakterien die Fähigkeit Farbstoff zu bilden, doch stellte sich nach einer gewissen Anzahl von Umzüchtungen in demselben Nährboden wieder die Pigmentbildung ein.

Auch Referent benützte zu seinen Anpassungsversuchen Pigmentbakterien und zwar zunächst den *Bac. fluorescens*, welcher bei 22° den bekannten fluoreszierenden Farbstoff bildet. Bei 35° wächst derselbe noch gut, aber ohne Pigmentbildung, bei $37,5^{\circ}$ hört überhaupt jedes Wachstum auf. Von der ersten Generation der bei 35° ohne Pigment gewachsenen Kultur wurde nun nach 24 St. eine zweite, von dieser eine dritte u. s. f. abgestochen und bei 35° weiter gezüchtet. Dabei begann schon die 15. Generation eine geringe Farbstoffbildung zu zeigen, welche sich in den nächsten Kulturen immer intensiver bemerkbar machte, sodass die 18. Generation keinen Unterschied von einer bei 22° gewachsenen Kultur mehr zeigte. Es war demnach vollkommene Anpassung an die ursprünglich ungünstige Temperatur von 35° eingetreten.

Von einer solchen, der Temperatur von 35° angepassten Kultur wurden Abimpfungen auf $37,5^{\circ}$ gebracht und zeigten hier sofort üppiges Wachstum, allerdings ohne Pigmententwicklung, während die Aussaat einer bei Zimmertemperatur gewachsenen Kultur, wie schon erwähnt, bei $37,5^{\circ}$ sich überhaupt nicht entwickelte. Bei dieser Temperatur wurde wieder längere Zeit fortgezüchtet, doch gelang es auch bei der 30. Generation nicht normale Pigmentbildung zu erzielen, wohl aber zeigten sämtliche Generationen bei 22° gezüchtet sofort wieder vollkommen gleichmäßig intensive Fluoreszenz. Bei $38,6^{\circ}$ konnte ein

Wachstum weder mit den an 35° angepassten noch mit den ersten bei 37,5° gezüchteten Generationen erzielt werden. Erst Ueberimpfungen von der 12. bei 37,5° gehaltenen Generation ließen üppige Entwicklung bei 38,6° erkennen. Auch hier konnte selbst nach 30 Umzüchtungen keine Rückkehr der normalen Eigenschaften (Pigmentbildung) erreicht werden, bei 22° trat dagegen stets wieder prachtvolle Farbstoffbildung in den Kulturen auf.

Durch eine weitere Zwischenstufe von 40,5° konnte auch noch bei 41,5° reichliches Wachstum erzielt werden, dagegen gingen Uebertragungen von 41,5° auf 42,5° nicht mehr an. Also scheint mit 41,5° die obere Grenze der Anpassung erreicht worden zu sein, vorausgesetzt, dass sie sich nicht vielleicht durch noch langsamere und allmählichere Steigerung der Temperatur weiter nach oben verschieben lässt.

Mittels derselben Methode gelang es, bei dem sonst bei 37,5° nicht mehr wachsenden *Bacillus* der roten Milch noch bei 41,5° und bei dem *Microc. prodigiosus* noch bei 43,5° üppiges Wachstum zu erzielen. Der *Bac. pyocyaneus*, welcher bei 42,5° ohne Pigmentbildung wächst, zeigte bei der 18. bei dieser Temperatur gehaltenen Generation völlig normale Farbstoffproduktion.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass bei Einschaltung von Uebergängen wenigstens gewisse Bakterien sich an ungünstige Temperaturverhältnisse vollkommen oder doch annähernd vollkommen anpassen können. Eine vollkommene Anpassung wird sich durch die normale Stärke des Wachstums und durch die Rückkehr der normalen Eigenschaften kenntlich machen. Während der Eintritt des guten Wachstums leicht festzustellen ist, stehen der Konstatierung der Rückkehr zu den normalen Eigenschaften größere Schwierigkeiten entgegen. Bei den Pigmentbakterien sind wir wenigstens nach unsern jetzigen Kenntnissen berechtigt, von einer vollkommenen Anpassung dann zu sprechen, wenn neben gutem Wachstum die Pigmentproduktion in der gewohnten Weise wieder vorhanden ist. Indessen könnte dabei auch jetzt noch die Anpassung eine nur anscheinend vollkommene sein, da es nicht ausgeschlossen ist, dass andere weniger in die Augen fallende, den normalen Kulturen zukommende Eigenschaften noch nicht zurückgekehrt sind. Eine vollkommene oder wenigstens anscheinend vollkommene Anpassung konnte in unserm Fall bei einer Temperatur von 35° beim *Bac. fluorescens* und dem *Bacillus* der roten Milch, bei 42,5° beim *Bac. pyocyaneus* erreicht, eine nur annähernd vollkommene Anpassung dagegen bei 37,5°, 38,5° u. s. f. beobachtet werden. Doch erscheint es nicht ausgeschlossen, dass es auch bei diesen hohen Temperaturen zu einer vollkommenen Anpassung gekommen wäre, wenn die Umzüchtungen noch weiter, vielleicht auf besonders günstigem Nährboden fortgesetzt worden wären.

Da das Wachstum der Bakterien sich innerhalb einer mehr oder weniger breiten Temperaturgrenze hinzieht und nicht etwa nur ausschließlich bei einem bestimmten Temperaturgrade stattfindet, so hat diese Anpassungsfähigkeit der Bakterien nichts Ueberraschendes. Nur eine angeborene Fähigkeit, innerhalb verschiedener Temperaturen (um ein Optimum herum) sich zu entwickeln, wird eine Anpassung ermöglichen. Je weiter die Grenzen gezogen sind, innerhalb deren von vornherein noch Wachstum möglich ist, desto größer wird auch die Aussicht auf eine erfolgreiche Anpassung an ursprünglich ungünstige Temperaturen sein.

Auch bei pathogenen Bakterienarten z. B. dem Milzbrandbacillus, dessen Temperaturoptimum bei $37,5^{\circ}$ liegt, gelang es durch eine Reihe von Umzüchtungen bei langsam abgeänderten Temperaturen eine Anpassung an hohe und niedere Temperaturen zu erzielen. So zeigten die vorher bei 41° und 42° viele Generationen hindurch gezüchteten Bacillen bei $42,5^{\circ}$ von Anfang an üppigeres Wachstum und länger unverminderte Virulenz als die plötzlich und unvermittelt von $37,5^{\circ}$ auf $42,5^{\circ}$ gebrachten Kulturen. Umgekehrt konnte noch bei 10° gutes Wachstum ohne Virulenzabnahme erreicht werden.

Nachdem so die Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ungünstige Temperaturen bei ihrem Wachstum auf künstlichen Nährböden festgestellt war, wurden die Versuche auch auf das Verhalten der Milzbrandbacillen im tierischen Organismus unter Berücksichtigung der Temperaturverhältnisse ausgedehnt. Zu diesem Zweck wurden zwei gegen Milzbrand relativ immune Tiere mit einer vom Temperaturoptimum der Milzbrandbacillen ziemlich weit entfernt liegenden Körperwärme gewählt, nämlich der poikilotherme Frosch und die eine Eigenwärme von 42° zeigende Taube. Schon eine Reihe früherer Untersuchungen hatte gezeigt, dass der unter normalen Bedingungen gegen Milzbrand unempfindliche Frosch diese Widerstandsfähigkeit verliert, sobald derselbe in einem Wasser von $25-27^{\circ}$ gehalten wird. Als Grund hiefür wurde von verschiedenen Autoren angegeben, dass diese erhöhte Temperatur für die Wachstumsenergie der Milzbrandbacillen von Einfluss ist, während bei der niedrigen Temperatur des unter gewöhnlichen Bedingungen gehaltenen Frosches die eingepflichten Milzbrandbacillen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen. War diese Annahme richtig, so musste es gelingen, durch Milzbrandbacillen, welche noch bei einer solchen niederen Temperatur üppig sich entwickeln können, eine erfolgreiche Infektion zu erzielen. In der That starben sämtliche mit den längere Zeit vorher bei 12° gezüchteten Milzbrandbacillen geimpften Frösche nach 48—56 Stunden an typischem Milzbrand, während 6 mit einer bei 37° gewachsenen Milzbrandkultur geimpften Frösche am Leben blieben. Es waren also Milzbrandbacillen, welche für gewöhnlich für den Frosch nicht pathogen

sind, durch vorhergehende Anpassung an die Körpertemperatur des normalen Frosches für diesen virulent geworden. Zugleich beweisen diese Versuche, dass Unterschiede, wie sie in der Temperatur des Tierkörpers und der Wachstumstemperatur der Bakterien gegeben sind, unter Umständen für das Zustandekommen der Infektion von wesentlichem Einfluss sein können.

Bei einer Reihe von Tauben, welche sich einer Impfung mit den bei 37° gewachsenen Milzbrandbacillen gegenüber als immun erwiesen hatten, konnte durch Verimpfung von einer bei 42° längere Zeit fortgezüchteten Kultur gleichfalls eine erfolgreiche Infektion erreicht werden. Doch war hier der Erfolg nicht so schlagend wie bei den Fröschen, indem von 13 geimpften Tauben 5 starben, während die 8 andern nur eine lokale, abortive Milzbrandaffektion zeigten, welche nach längerer Zeit in Genesung überging. Offenbar kommen hier außer der ungünstigen Temperatur noch andere bakterienschädigende Eigenschaften für das Zustandekommen der Immunität in Betracht, so namentlich die Wirkung der natürlichen Schutzkräfte des Organismus. Immerhin scheint zuweilen eine vorherige Anpassung an einen der schädigenden Einflüsse, an die Temperatur, schon zu genügen, um den Erfolg der Infektion zu begünstigen oder sogar direkt zu bewirken, wie dies beim Frosch der Fall war.

Litteratur.

- [1] Buchner, Ueber den Einfluss des Lichtes auf Bakterien. Centralblatt für Bakteriologie, Bd. XII, 1893.
- [2] Dieudonné, Beiträge zur Beurteilung der Einwirkung des Lichts auf Bakterien. Arbeiten aus dem k. Gesundheitsamt, Bd. IX, 1894.
- [3] Dieudonné, Ueber die Bedeutung des Wasserstoffsuperoxyds für die bakterientödtende Kraft des Lichts. Arbeiten aus dem k. Gesundheitsamt, Bd. IX, 1894.
- [4] Buchner, Ueber den Einfluss des Lichtes auf Bakterien. Centralblatt für Bakteriologie, Bd. XI, 1892.
- [5] Buchner, Ueber den Einfluss des Lichts auf Bakterien und über die Selbstreinigung der Flüsse. Archiv für Hygiene, Bd. XVI, 1893.
- [6] Fischer, Die Bakterien des Meeres nach den Untersuchungen der Plankton-Expedition unter gleichzeitiger Berücksichtigung einiger älterer und neuerer Untersuchungen. Kiel und Leipzig 1894.
- [7] Engelmann, *Bacterium photometricum*, ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinns. Pflüger's Archiv für Physiologie, Band XXX, 1883.
- [8] Dieudonné, Beiträge zur Kenntnis der Anpassungsfähigkeit der Bakterien an ursprünglich ungünstige Temperaturverhältnisse. Arbeiten aus dem k. Gesundheitsamte, Bd IX, 1894.
- [9] Kossiakoff, De la propriété que possèdent les microbes de s'accommoder aux milieux antiseptiques. Annales d'Institut Pasteur, I, 1887.
- [10] Trambusti, Contributo sperimentale alla legge dell' adattamento dei microorganismi sui mezzi antisettici. Lo Sperimentale, XLVI, 1892.
- [11] Galeotti, Ricerche biologiche sopra alcuni bacteri cromogeni. Lo Sperimentale, XLVII, 1892.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Februar 1895.

Nr. 4.

Inhalt: **Strodtmann**, Die Ursache des Schwebvermögens bei den Cyanophyceen. — **Faussek**, Ueber den Parasitismus der *Anodonta*-Larven in der Fischhaut. — **Werner**, Ueber sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien. — **Bethe**, Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren. — **Haacke**, Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht. — **Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften**: Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien. — Berichtigungen. — Smithsonian Institution.

Die Ursache des Schwebvermögens bei den Cyanophyceen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **S. Strodtmann** in Plön.

Die sogenannte Wasserblüte, die vielfach im Sommer und Herbst auf unseren Gewässern sich bildet, entsteht in den meisten Fällen durch massenhaftes Auftreten von Algen aus der Gruppe der Cyanophyceen. Namentlich in den oberen Wasserschichten finden sie sich verbreitet und bei ruhigem Wetter erscheint das Wasser wie mit einer grüspanartigen Haut bedeckt. Schon hieraus lässt sich entnehmen, dass das spezifische Gewicht der Algen geringer sein muss als das des Wassers, und eine Bestätigung dafür erhält man, wenn man eine Anzahl von ihnen in ein Gefäß mit Wasser bringt, sie durch Schütteln gleichmäßig verteilt und dann das Gefäß an einen ruhigen Ort hinstellt — nach kurzer Zeit sammeln sich die Algen an der Oberfläche, an der sie auch bleiben. Diese auffallende Leichtigkeit fiel mir im Laufe dieses Sommers namentlich bei der hier im Plöner See häufigen *Gloiotrichia echinulata* P. Richter auf und ich bemühte mich den Grund dafür zu finden, namentlich da ganz nahverwandte, festsitzende Arten jeder Schwebfähigkeit entbehrten, obgleich im ganzen Aufbau derselben keine erheblichen Verschiedenheiten nachzuweisen waren. Mit der gebräuchlichen Erklärung, vielleicht das Fett als Ursache des Schwimmvermögens anzusehen, kommt man hier nicht aus, denn dasselbe ist jedenfalls nicht in der Menge in den Zellen vorhanden, um

eine erhebliche Verringerung des spezifischen Gewichtes zu bewirken. Auch mit Luft erfüllte Intercellularräume, wie viele „schwimmende“ Wasserpflanzen z. B. *Nuphar* haben, finden sich nicht. Nun haben die Algen dagegen die merkwürdige Eigenschaft, dass man auf eine sehr einfache Art und Weise ein Aufhören der Schwebefähigkeit und damit ein Untersinken der Algen bewirken kann. Füllt man nämlich algenhaltiges Wasser in ein Gefäß, etwa in ein Präparatengläschen, und übt auf den verschließenden Kork einen starken Druck aus, so sinken die bis dahin oben befindlichen Algen zu Boden. Dieser Versuch ist schon vor einiger Zeit von Ahlborn¹⁾ angestellt worden, die anatomischen Veränderungen sind ihm jedoch entgangen, wahrscheinlich eigneten sich die ihm zur Verfügung stehenden Algen auch nicht so gut zur Untersuchung wie die hiesige *Gloietrichia echinulata*. Es gelang mir festzustellen, dass in der That eine Veränderung mit den Algen vorgegangen war; es waren nämlich die in den Zellen befindlichen sogenannten „roten Körner“, die P. Richter²⁾ für Schwefel hält, vollständig verschwunden. In der That sind, wie auch andere Versuche ergaben, diese „roten Körner“ die Ursache der Schwebefähigkeit bei den freischwimmenden Cyanophyceen. Solange sie in ausreichendem Maße vorhanden sind, schwimmen die Algen an der Oberfläche, fehlen sie oder sind sie nur in geringer Anzahl da, so sinken jene schneller oder langsamer zu Boden. Die Zusammensetzung der roten Körner festzustellen ist natürlich sehr schwierig. Auf jeden Fall muss es ein Körper sein, der bedeutend leichter als Wasser ist. Ich kam gleich nach dem Druckversuche zu der Ansicht, dass man es hier mit gasenthaltenden, von Protoplasma umschlossenen Vakuolen zu thun habe. In diesem Falle würde sich auch das Verschwinden der Vakuolen durch starken Druck ungezwungen erklären lassen. Ueber die Natur des eingeschlossenen Gases kann ich vorläufig nur Vermutungen anstellen. Vielleicht ist es der bei der Kohlensäureassimilation abgeschiedene Sauerstoff.

Eine Bestätigung meiner Ansichten erhielt ich noch durch eine Reihe von Versuchen, die teilweise von mir, teilweise auch von Herrn Dr. Klebahn, der mit mir zur selbigen Zeit auf der Plöner Biologischen Station arbeitete, und schließlich auch von uns gemeinsam unternommen sind. Hierüber wird an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden³⁾.

1) Leider habe ich in der Litteratur nichts von Ahlborn finden können.

2) P. Richter, *Gloietrichia echinulata* P. Richt. eine Wasserblüte des großen und kleinen Plöner Sees im II. Forschungsber. der biol. Station zu Plön.

3) Meinerseits ist das schon im III. Hefte der „Forschungsberichte aus der Plöner Station“ geschehen, welches im Laufe des Monats Januar (1895) im Buchhandel (Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin) erschienen ist. St.

Ich will noch erwähnen, dass die „roten Körner“ oder die Gasvakuolen sich bei allen freischwimmenden Cyanophyceen aus den Familien der Chroococcaceen, Nostocaceen und Rivulariceen, die ich zu Gesicht bekommen habe, finden, aber auch nur bei diesen¹⁾; bei festsetzenden zeigt sich keine Spur davon.

Ueber den Parasitismus der *Anodonta*-Larven in der Fischhaut.

Von V. Faussek,
Privatdozent in Petersburg.

Die Larven unserer Süßwasser-Najaden (*Unio*, *Anodonta*) parasitieren bekanntlich in der Haut der Fische. Im Sommer 1893 hatte ich Gelegenheit einige Beobachtungen über die Ernährungsbedingungen der genannten Parasiten sowie über die dabei geltenden Verhältnisse zwischen den Parasiten und den Geweben des Wirtes zu machen. Durch persönliche Umstände wurde ich jedoch gezwungen für längere Zeit jedartige wissenschaftliche Beschäftigung zu unterbrechen; deshalb will ich jetzt ein kurz gefasstes Resumé meiner Beobachtungen veröffentlichen, indem ich immer die Hoffnung hege, später noch einmal auf sie zurückzukommen im stande zu sein.

Die *Anodonta*-Larven (sogen. Glochidien) fand ich in genügender Anzahl im Anfang des Frühlings auf den Flossen der Stinte (*Osmerus eperlanus*) die zu dieser Zeit in die Neva des Eierlegens wegen hineinwandern²⁾. Bei ihrer Befestigung reißt die Larve (in allen von mir beobachteten Fällen, nämlich wenn sie sich an den Flossen hält) die Epidermis gänzlich durch und fasst mit den Schalenrändern, wie mit einer Pinzette, die unterliegende faserige, bindegewebige Kutisschicht, resp. einen in der Kutis liegenden Knochenstrahl. Bei der Genesung der so entstandenen Wunde beginnt die Epidermis an deren Rande zu wuchern und bekleidet allmählich die Larve mit einer ununterbrochenen Zellschicht, so dass nach Vollendung des Umwachsens das Glochidium in der Epidermis selbst zu liegen kommt, aber immer sich an dem tiefer liegenden Gewebe festhält.

Während der ersten Periode der parasitischen Lebensweise der *Anodonta*-Larve findet ihre Ernährung mittels intracellulärer Nahrungsaufnahme statt, nämlich seitens der Zellen des

1) Vergl. auch die Aufzählung von P. Richter im Forschungsbericht II, S. 42, 43.

2) Ich halte meine Larven für *Anodonta*-Larven, weil diejenigen von *Unio*, nach Schierholz (Ueber die Entwicklung der Unioniden. Denkschr. der k. Akad. d. Wiss. zu Wien, Math.-Naturw. Kl., 55. Bd., 1884) sich ausschließlich auf den Kiemen der Fische halten; die meinigen wurden aber auf den Flossen gesammelt.

Zu 107/112. 2. 112. 1. Der Embryonalmantel. — Der von innen die zwei Mantelfalten auskleidende Mantel aus zwei symmetrischen Ektodermfalten. Von den beiden Zellreihen, die jede Falte bilden, besteht die äußere unmittelbar der Mantel anliegende aus kleinen, flachen, auf runden oder immer deutlichen Zellen mit kleinen, länglichen Kernen. Die innere Fläche des Embryonalmantels bilden im Gegensatz dazu größere, polygonal-mehrseitige, runde Zellen mit großen Kernen. Die beiden zusammen stehenden dieser Ektodermzellen liegen einander fast ihrer ganzen Länge nach. Doch ist erst neben der Basis der Mantelfalten, bilden die beiden Ektodermzellen aneinander und es werden zwischen ihnen Mesodermzellen sichtbar. Auf ihrer freien Oberfläche werden die großen Ektodermzellen der inneren Mantelfalte von einer dünnen, glatten Zellschicht begrenzt, die sich von dem übrigen Äußeren ausstehenden Ektoderm einer Zellen ansetzt. Diese dünne Zellschicht setzt sich in die Falten aus; aber es ist keine Lückenbildung, sondern eine stark abgegrenzte oberflächliche Ektodermschicht. Ektoderm der großen Mantelfalten Fig. 1.

Wenn das Geschlecht, an der Embryonalanlage angeheftet, die Epidermis zerreißen und sich an der Unterhaut befestigt hat, bleiben zwischen dessen Schalenhälften, im freien Räume zwischen beiden Mantelfalten, die von der Epidermis abgerissenen Teile — Epidermiszellen und einige Fasern der Kutis, an die es sich mit den Schalenhälften hat — stehen. Nur selten liegt wassertrübende Hantelemente die erste Nahrung der Larve, indem sie von den Ektodermzellen des Embryonalmantels aufgenommen und verzehrt werden. Die endodermale Darmanlage besteht zu dieser Zeit bei der Larve, nach Schmidt¹⁾, aus einem geschlossenen Säckchen, welches erst während der parasitischen Lebensweise sich mit der ektodermalen Stomatodermisöffnung vereinigt. Auf Präparaten dieses Stadiums ist es immer leicht zu erkennen, dass die großen Zellen des Embryonalmantels eine Menge von fremden Einschlüssen haben, und man kann sich leicht überzeugen, dass diese Einschlüsse nichts anderes als mehr oder minder veränderte Zellelemente von jenen abgerissenen Hautzellen, die zwischen den Mantelfalten liegen, sind. Man findet unter ihnen Epidermiszellen mit vollständig erhaltenen Kernen; ferner findet man Kerne auf allen Zerfallstadien; und endlich — eine Masse von winzigen Detritusteilchen, Zerfallsprodukten der verzehrten Zellen

1) Hinsichtlich der allgemeinen Struktur der *Anodonta*-Larven, sowie der betreffenden Literatur, wende man sich an Korschelt-Heider's Lehrbuch der Entwicklungsgegeschichte. Lieferung III, S. 947 fg.

2) Schmidt, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturgeschichte, 1885.

(Fig. 1 u. 2). Die eigenen Kerne der Mantelzellen kann man immer leicht von denjenigen der verschluckten Zellen, Dank ihrer viel beträchtlicheren Größe, unterscheiden. Auf einigen Präparaten sah ich die verzehrten Elemente in besonderen Vakuolen liegen, die zuweilen den größten Teil einer Mantelzelle einnahmen (Fig. 2 *Nv*); die Ähnlichkeit dieser Vakuolen mit den Nahrungsvakuolen der Protozoen liegt auf der Hand. Zwischen den Einschlüssen der Mantelzellen bekommt man zuweilen neben den verschluckten Epidermiszellen auch faserige Elemente zu sehen, — es sind zweifellos die von den Mantelzellen verzehrten bindegewebigen Kutisfasern.

Fig. 1.

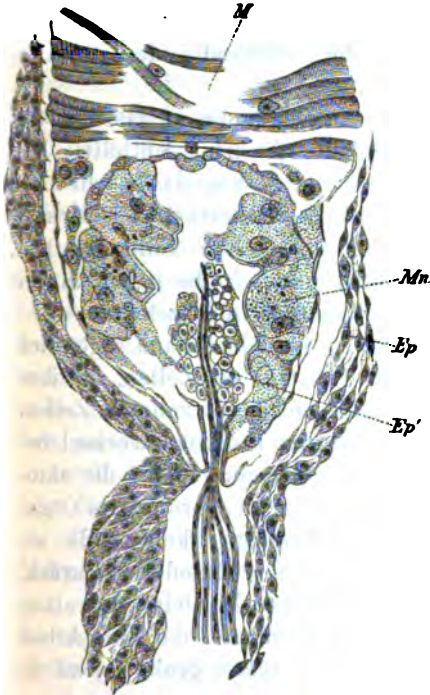
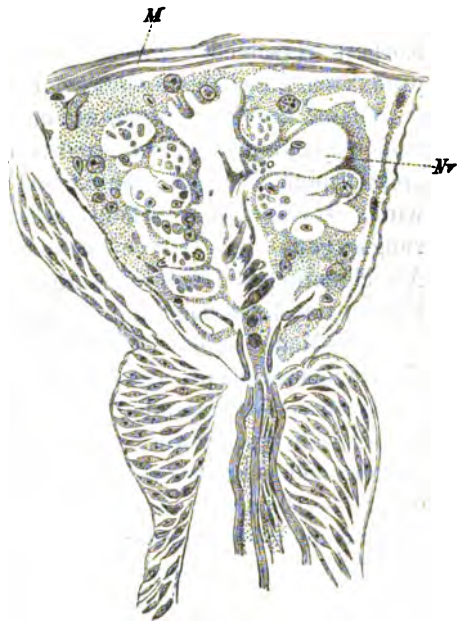


Fig. 2.



So verläuft die erste Phase der Ernährung des Glochidiums. Die bei der Anheftung des Parasiten abgerissenen Zellen der Fischhaut werden von ihm verzehrt, und bei den späteren Entwicklungsstadien findet man schon keine Spur von denselben. Dann verändern sich auch die Ernährungsbedingungen der Larve; die Rolle der ektodermalen Mantelzellen als Ernährungsorgan der Larve ist vollendet, und es beginnt jene eigentümliche Metamorphose des Mantels, die von Schmidt beschrieben wurde und die ich in allgemeinen Zügen vollkommen bestätigen kann. Die längs des freien Mantelrandes liegenden, kleinen, embryonalen Ektodermzellen fangen an, indem sie sich stark

vermehrten, die beschriebenen, großen, zylindrischen Zellen zurückdrängen; es wird der provisorische Embryonalmantel durch den eigentlichen, definitiven ersetzt. Die hohen Zylinderzellen des Embryonalmantels, von den heranwachsenden kleineren Zellen gedrängt, bilden eine in die Mantelhöhle stark hineinragende Wucherung. Diese Gruppe der großen in die Mantelhöhle hineinragenden Zellen wurde von Braun¹⁾ als „pilzförmiger Körper“ beschrieben. Braun hielt diesen Körper für ein provisorisches Ernährungsorgan der Larve; er schrieb ihm nämlich die Fähigkeit der Auflösung und Resorbierung der Kalksalze aus den knöchernen Flossenstrahlen zu. Schmidt hat sich auch der Meinung Braun's angeschlossen, indem er nämlich gefunden hatte, dass „die von Parasiten erfassten Teile des Flossenskeletts stets gänzlich zerfallen und dass im Protoplasma der Zellen des „pilzförmigen“ Körpers verschieden große Körperchen, die vollständig den Zerfallsprodukten gleichen, nachweisbar sind“²⁾.

Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, dass die Auffassung der beiden genannten Autoren nur einen Teil der Wahrheit enthält. Der „pilzförmige Körper“, wie er von Braun und Schmidt beschrieben wird, ist eigentlich schon der atrophierende Ueberrest des Ernährungsorgans der Larve, das seine Funktion schon vollendet hat. Als eigentliches Ernährungsorgan erscheint nämlich die ganze innere Fläche des Embryonalmantels mit ihren hohen Zylinderzellen.

Die Metamorphose des Mantels selbst ist bei *Glochidium* eigentlich ein Regenerationsprozess, ein Prozess des Ersatzes der Zellen, die ihre Funktion schon vollendet haben, durch neue, bis jetzt ruhende Zellen. Dieser Zellersatz wird hier von einem scharfen Funktionswechsel begleitet: während die Zellen des Embryonalmantels eine so für die ektodermalen Elemente ungewöhnliche Funktion der Ernährung des Organismus und der intracellulären Verdauung besitzen, kehren die sie vertretenden Zellen zu der normalen Funktion des Ektoderms zurück, indem sie gewöhnliche Hautzellen bilden. Diese Mantelregeneration, welche durch den Ersatz der histologischen Elemente, die ihre Arbeit vollendet haben, durch neue verwirklicht wird, bietet große Ähnlichkeit dar mit den Erscheinungen, die bei der Insektenverwandlung zu beobachten sind. Die kleinen Embryonalzellen am Mantelrande des *Glochidium*, durch deren Vermehrung die Regeneration des Mantels verwirklicht wird, bilden echte „latente Keime“ die jenen „Imaginalscheiben“ ähnlich sind, durch deren Vermittlung die Regeneration des

1) Zool. Anzeiger, 1878.

2) Schmidt l. c. S. 212. Aus dieser Beschreibung ist zu ersehen, dass die sonderbare Erscheinung der intracellulären Nahrungsaufnahme seitens der Mantelzellen schon von Schmidt beobachtet resp. vermutet wurde; aber nähere Aufmerksamkeit hat er dieser Thatsache nicht geschenkt.

Hypoderms und des Darmepithels während der Metamorphose bei der Fliege bedingt wird ¹⁾).

Nachdem die vom Glochidium bei seiner Anheftung abgerissenen Epidermiszellen von ihm verzehrt sind, verändert sich seine Nahrungsweise. Die Larve selbst kann ihren Platz am Körper des Wirtes nicht wechseln: einmal angeheftet, bleibt sie auf demselben Platze sitzen und die sie überwachsenden Epidermiszellen machen ihr eine dauernde und unbewegliche Lage sicher. Für ihre Ernährung ist eine Zufuhr der Nahrungselementen unentbehrlich. Leider geben meine Beobachtungen über die Ernährungsweise der parasitischen Larve auf dieser Entwicklungsstufe keine so entscheidende Antwort, wie auf den früheren; dennoch aber können sie einiges Licht auf diese Frage werfen.

Sie betreffen nämlich diejenigen Veränderungen, die unter dem Einflusse des eingedrungenen Parasiten in den Geweben des Fisches selbst stattfinden. Die Epidermis, die unmittelbar der Larve anliegt und sie von außen umwächst, behält durchaus den normalen Charakter; höchstens kann man in einigen Fällen eine gewisse Hyperplasie bemerken. Nach dem Inhalte von Wanderzellen unterscheidet sich gewöhnlich die Epidermis an der beschädigten Stelle auch nicht merklich von der normalen. Dafür bemerkt man aber eine stark ausgeprägte Gewebemetamorphose in dem unmittelbar an der Anheftungsstelle der Larve unterliegendem Corium. Zwischen den Bindegewebefasern bemerkt man nämlich eine Anhäufung von kleinen Zellen, zwischen welchen vakuolenartige Bläschen zerstreut sind; in diesen Vakuolen selbst liegen besondere stark lichtbrechende Körperchen, die zweifellos dem geronnenen Inhalte derselben entsprechen; aber in einigen Fällen erinnern diese Körperchen mehr oder minder an halbzerfallene Zellen oder Kerne.

Diese eigenartige Anhäufung von kleinen von Zellen umgebenen Vakuolen im Corium stellt ohne Zweifel eine Degenerationserscheinung dar, und zwar ist sie durch die Anwesenheit des Parasiten bedingt, da sie immer in unmittelbarer Nähe der Larve erscheint, und niemals in einiger Entfernung von derselben zu sehen ist. Der Inhalt der Vakuolen wird zweifellos zur Ernährung der Larve verbraucht, da man in diesem Stadium zwischen den Mantellappen der Larve in ihrer Mantelhöhle eine Menge von kleinen, unregelmäßigen, stark lichtbrechenden Körperchen findet, die vollständig denjenigen des Vakuoleninhaltes ähnlich sind. Aber zu ihrer Verzehung dienen jetzt die Mantelzellen, die zu dieser Zeit die Form der „pilzförmigen Körper“ angenommen haben, nicht mehr; ihre Rolle als Ernährungsorgane ist schon vollendet. Obgleich man noch immer in denselben fremdartige Einschlüsse, die noch von Schmidt beobachtet wurden, bemerken

1) Man vergleiche das bei Korschelt und Heider, II. Lief., S. 861 fg. über die theoretische Bedeutung der Imaginalscheiben Gesagte.

kann, sind sie doch viel seltener und kommen in viel geringerer Zahl vor; es ist möglich, dass es nichts anderes als Ueberreste von früher aufgenommenen Nahrungspartikeln sind. Jetzt tritt schon als Ernährungsorgan der Darmkanal der Larve hervor, wie es aus seinem auf den Schnitten sichtbaren Inhalte zu ersehen ist. Die Bedeutung dieser eigenartigen Cutis-Degeneration für die Ernährung der Larve wird nur durch den Umstand in einigen Zweifel gestellt — dass sie nämlich nicht immer beobachtet wird: auf einigen Präparaten ist nichts von ihr zu sehen. In denjenigen Fällen, wo diese Vakuolenanhäufung da ist, unterliegt es fast keinem Zweifel, dass sich die Larve auf deren Kosten ernährt. Aber wie muss man die Unbeständigkeit dieser Erscheinung erklären? Diese Frage bleibt bis jetzt für mich offen.

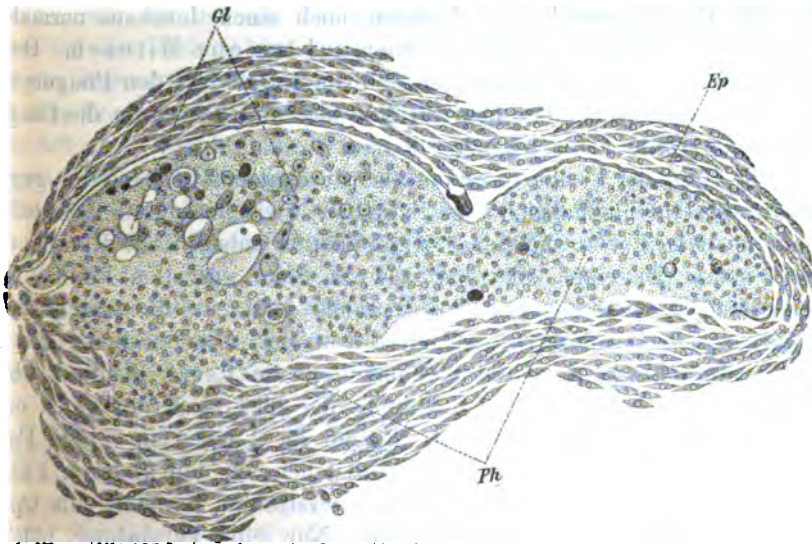
Bei Durchmusterung der von *Anodonta*-Larven infizierten Flossen unter der Lupe fielen mir von Zeit zu Zeit Larven in die Augen, deren Schalen mehr oder weniger geöffnet zu sein schienen. Die Schnittserien zeigten, dass man in diesen Fällen abgestorbene Larven, die von den Phagocyten (Wanderzellen) der Fischhaut verzehrt werden, vor sich hat. Die Gewebe solcher Larven mit offenen Schalen erschienen mehr oder weniger zerstört; der freie Raum, der durch das Öffnen der Schale gebildet wurde, war von einer Menge von besonderen kleinen Zellen erfüllt. Man kann sich leicht überzeugen, dass diese Zellen nichts anderes sind, als eine Anhäufung von aus der Fischhaut herkommenden Wanderzellen. Die Anwesenheit von Wanderzellen in der Epidermis bei dem Stint ist leicht zu konstatieren; in der Epidermis der die Larve umgebenden Cyste ist ihre Anzahl gewöhnlich nicht größer als anderswo. Aber rings um die Larven mit geöffneten Schalen (wobei die die Larve umschließende Cyste, wahrscheinlich unmittelbar durch die Wirkung der sich öffnenden Schale, sich erweitert) erscheint die Zahl der Wanderzellen in der Epidermis viel beträchtlicher, und aus ihnen besteht auch die Anhäufung von kleinen Zellen, die in der Höhlung der Cyste erscheinen. Das Eindringen der Wanderzellen in die Cystenöhle steht in augenscheinlicher Verbindung mit der Degeneration des Larvengewebes, und wir haben es hier zweifellos mit einer Phagocytose zu thun: die Wanderzellen befreien die Fischhaut vom Parasiten. Obgleich es mir nicht gelungen ist, an einer einzigen Wanderzelle ihre zerstörende Thätigkeit zu beobachten, stellten dennoch eine ganze Reihe von Bildern, die auf einen vollständigen Parallelismus zwischen der Degeneration der Gewebe des Glochidiums und der Ansammlung von Wanderzellen in der Cyste hineinweisen, den ursächlichen Zusammenhang zwischen diesen Erscheinungen außer Zweifel. An einer Reihe von Präparaten konnte ich eine immer weiter und weiter vorgeschrittene Degeneration der Gewebe der *Anodonta*-Larve und dem entsprechend eine immer größere und größere Ausfüllung der Cyste mit Wanderzellen verfolgen.

Allmählich findet ein vollständiges Verschwinden der Glochidiumgewebe statt und es bleiben in der Cyste, die nun vollständig von den Wanderzellen ausgefüllt ist, von der ausgefressenen Larve nur die zwei Schalenhälften übrig (Fig. 3 u. 4). Die Grenzen der Cyste, ihre Konturen,

Fig. 3.



Fig. 4.



bleiben während der ganzen Zeit gut sichtbar, dank dem scharfen Unterschiede zwischen den Epidermiszellen ihrer Wände und den sie ausfüllenden Wanderzellen. Nur wenn die Larve endlich ganz verzehrt ist, fängt die Epidermis an in die Cystenöhle hineinzuwachsen. Man sieht eine allmähliche Verkleinerung der mit Wanderzellen gefüllten Höhle und Verwachsung derselben mit normaler, gesunder Epidermis. Was dabei mit den Wanderzellen geschieht, konnte ich nicht genügend entscheiden; es ist möglich, dass sie von Neuem in die Epidermis übergehen und im Organismus sich zerstreuen; aber andererseits besitze ich Präparate, die zu dem Gedanken Anlass geben, dass sich ein Durchbrechen der Cystenöhle nach außen vollzieht, und somit also die Entfernung der sie ausfüllenden Phagocyten aus dem Leibe nach Außen ermöglicht wird. Weitere Beobachtungen sollen diese Frage entscheiden.

Somit haben wir hier einen scharf ausgeprägten Fall der phagocytären Reaktion des Organismus (Metschnikoff) gegen den ihn überfallenden Parasiten. Anfangs glaubte ich, dass ich in diesen Fällen ausschließlich mit aus irgend welcher Ursache gestorbenen Larven zu thun habe, deren zerfallende Gewebe von den Phagocyten der Fischhaut verzehrt werden; die Mehrzahl der Larven prosperiert ja ganz gut in der Epidermis der Fischhaut, ohne dabei eine Ansammlung von Wanderzellen in ihrer Umgebung zu verursachen. Aber bald konnte ich mich überzeugen, dass dem nicht so ist, und dass die Phagocyten der Fischhaut wirklich die Fähigkeit haben, bei nicht näher bestimmten Bedingungen eine lebende *Anodonta*-Larve anzufallen und sie zu überwinden. Auf der Fig. 3 sehen wir eine *Anodonta*-Larve, deren Verzehung durch die Phagocyten noch nicht weit vorgerrückt ist. Die Gewebe der Larven besitzen noch einen durchaus normalen Charakter, und man bemerkt in ihnen zahlreiche Mitosen. Doch ist schon ein nicht unbedeutender Teil der Larve von den Phagocyten verzehrt. Augenscheinlich überwältigen hier und verzehren die Phagocyten eine vollkommen lebendige Larve.

Die Haut der Fische erscheint also durchaus nicht schutzlos gegen den in dieselbe hineindringenden Parasiten; zwischen den Gewebzellen der *Anodonta*-Larve und der Fischhautzellen entsteht ein Kampf, der zu Gunsten der einen oder der anderen Seite ausfallen kann. Wie einerseits die Zellen des Embryonalmantels der Larve die abgerissenen Epidermiszellen verzehren, so fallen von der anderen Seite die zu großen Haufen gesammelten Wanderzellen die Larve an und überwältigen sie. Durch welche Umstände der Sieg nach der einen oder der anderen Seite gelenkt wird, warum die Larven in einem Falle ihre Entwicklung in der Epidermis vollziehen, in den anderen Fällen aber den zahlreichen, in der Epidermis zerstreuten Feinden zum Opfer fallen können, das wissen wir nicht. Nur eine Vermutung möchte

ich mir erlauben auszusprechen: es erscheint mir wohl recht möglich, dass die *Anodonta*-Larve bei günstigen Entwicklungsbedingungen sich teilweise von Wanderzellen ernährt, die Phagocyten selbst verzehrt, die in ihre Wirkungssphäre hineinkommen (und vielleicht von ihr angezogen werden), ähnlicherweise wie sich nach Carrière¹⁾ die im Kanale der Seitenlinie von *Cottus gobio* parasitierenden Trichodinen von den Leukocyten, die aus der Epidermis in die Kanalhöhle eindringen, ernähren. Aber es bleibt eine rein aprioristische Vermutung, zu deren Gunsten ich bis jetzt keine genügenden Beobachtungen anführen kann.

Dies sind die wichtigsten von mir beobachteten Thatsachen. Indem ich eine genauere Erörterung der Einzelheiten, sowie andere Ergebnisse meiner Forschungen auf ein anderes Mal aufschiebe, will ich hier nur einige theoretische Betrachtungen, zu denen ich von den gewonnenen Resultaten geführt wurde, beifügen. In einer Abhandlung, die von mir vor einiger Zeit in einer russischen Monatsschrift veröffentlicht wurde²⁾, habe ich den Parasitismus mit der Erscheinung der Viviparität in verschiedenen Klassen des Tierreichs verglichen; meine Gedanke war der, dass die verschiedenen morphologischen Veränderungen, die bei lebendig gebärenden Tieren zum Zweck der Ernährung der Brut vorkommen, in jedem einzelnen Falle auf Grund einer Reaktion des mütterlichen Organismus gegen die von dem sich entwickelnden Ei resp. Embryo verursachten Reizung sich entwickeln könnten (Placenta-Bildungen und verschiedenartige damit verbundene degenerative Erscheinungen im mütterlichen Gewebe). Der Embryo spielt immer eine aktive Rolle in der Ansarbeitung der zu seiner Ernährung dienenden Anpassungen; er wirkt auf den mütterlichen Organismus, wie ein Parasit. So können wir die Teilnahme der Leukocyten bei der Bildung der sogenannten „Uterinmilch“ bei Säugetieren als eine eigenartige phagocytäre Reaktion des Organismus betrachten, die ursprünglich eigentlich gegen die Embryonen gerichtet war, — eine Art von „Funktionswechsel“ der Phagocytose. Meine Beobachtungen über den Parasitismus der *Anodonta*-Larven in der Fischhaut geben mir einige interessante Anhaltspunkte. So stellt eine sonderbare Eigentümlichkeit in der Ernährungsweise des Glochidiums die Fähigkeit der Ektodermzellen des Embryonalmantels zur intracellulären Nahrungsaufnahme vor — für die höhere Metazoen eine recht sonderbare und ziemlich vereinzelt stehende Thatsache. Aber noch sonderbarer erscheint es, dass dieselbe Fähigkeit der intracellulären Nah-

1) Carrière, *Trichodina* sp. als Blut- und Lymphkörperchen fressender gelegentlicher Schmarotzer im Seitenkanal von *Cottus gobio*. Arch. f. mikr. Anatomie, 33. Bd.

2) V. Faussek, Biologische Studien. I. Ueber Parasitismus und Viviparität. Russkoje Bogatstwo, 1893, I (russisch).

rungsaufnahme die embryonalen Ektodermzellen der Säugetiere besitzen! Die Zellen der Chorionzotten und des Chorionepithels überhaupt besitzen nämlich diese phagocytaire Eigenschaft. Bei den Wiederkäuern nehmen sie die Elemente der Uterinmilch auf; bei den Carnivoren nehmen sie auch zugleich Formelemente des Blutes, an jenen Stellen nämlich, wo das Chorionepithel unmittelbar vom Blute bespült wird¹⁾. Diese Thatsache bietet wohl eine frappante Aehnlichkeit mit der Ernährungsweise des *Glochidium* dar. Man vergleiche die Fig. 187 in Bonnet's „Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere“, die das Chorionepithel mit den in seinen Zellen eingeschlossenen Elementen der Uterinmilch darstellt, mit meinen Abbildungen des Embryonalmantels der *Anodonta*-Larve (Fig. 1—2).

Diese auffallende funktionelle Aehnlichkeit zwischen dem Chorionepithel der Säugetierembryonen und dem Embryonalmantel der parasitierenden *Anodonta*-Larven kann zur neuen Stütze der Auffassung dienen, dass der Embryo bei der Viviparität sich wie ein Parasit dem Mutterleibe gegenüber, verhält²⁾.

Eine andere Erscheinung in der Ernährung des *Glochidium* — die eigentümlich-pathologischen Veränderungen im Corium der Flossenhaut — kann man mit der Bildung desjenigen „Nährbodens“ (Placenta) vergleichen, die bei *Moina* zur Ernährung der im Brutraume der Mutter sich entwickelnden Embryonen dient. Nach Weismann³⁾ wird die Bildung dieses „Nährbodens“, der als eine Ansammlung von Flüssigkeit und von Blutzellen im Hypoderm (wohl eigentlich im subepithelialen Bindegewebe) erscheint, durch die unmittelbare mechanische Wirkung der Embryonen auf die Wände des Brutsaums verursacht. Denselben Fall haben wir auch bei *Glochidium*: die parasitische Larve bildet sich einen „Nährboden“, auf dessen Kosten sie sich ernährt, indem sie pathologische Veränderungen in der Fischhaut verursacht.

Auch die Thatsache der Verzehrung des parasitierenden Organismus von den Phagocyten des Wirtes scheint eine Parallele in der Entwicklungsgeschichte der Säugetiere zu besitzen. Bei dem Absterben des Fötus in der Gebärmutter des Menschen und der Säugetiere erscheint in den Geweben des Fötus eine Menge von kleinen Zellen, die den Lymphzellen ähnlich sind. His hält sie für Wanderzellen [„alle abortiven Embryonen stimmen darin unter einander überein, dass ihr

1) Bonnet, Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891. — Henricius, Ueber die Struktur und Entwicklung der Placenta beim Hunde. Arch. f. mikr. Anat., 33. Bd. — Derselbe, Ueber die Entwicklung und Struktur der Placenta bei der Katze. Arch. f. mikr. Anat., 37. Bd.

2) Die Entstehung der „Decidua reflexa“ bei Säugetieren könnte man von diesem Standpunkte aus in ähnlicher Weise, wie die Bildung der die parasitischen *Anodonta*-Larven umwachsenden Epidermiscyste erklären.

3) Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., 28. Bd., 1877.

Körper von kleinen Wanderzellen durchsetzt ist¹⁾). Nach Giacomini²⁾ stellen die Gewebe der absterbenden Embryonen anstatt der typischen Embryonalzellen eine Menge von kleinen, rundlichen, lymphzellenähnlichen Zellen dar; diese Zellen erscheinen entweder in der ganzen Masse des Embryos zerstreut, oder zu Nestern angehäuft. Giacomini hält sie für Degenerationsprodukte der Embryonalzellen (*elementi embrionali . . . sembrano trasformarsi in quelli elementi piccoli e rotondoggianti*). Ich erlaube mir die Ueberzeugung auszusprechen, dass die Wanderzellen, von denen die Gewebe der abortiven Säugetierembryonen erfüllt sind, nichts anderes als Phagocyten seien, die aus dem mütterlichen Organismus in den Embryo hineinwandern, um ihn zu vernichten. Die bei Giacomini abgebildeten Schnitte durch die abortiven Embryonen zeigen, trotz der recht unvollkommenen Erhaltung der Gewebe, eine unanfechtbare Aehnlichkeit mit meinen Präparaten von parasitischen *Anodonta*-Larven, die von den Phagocyten der Fischhaut verzehrt werden.

Petersburg, April 1894.

Ueber sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Reptilien.

Von Dr. F. Werner in Wien.

In den äußerlich sichtbaren, dabei aber für das Geschlechtsleben nicht in erster Linie in Betracht kommenden Unterscheidungsmerkmalen der beiden Geschlechter entwickeln die Reptilien eine Mannigfaltigkeit von Formen, in denen sich dieser Unterschied äußerlich kundgibt, so dass sie in dieser Beziehung wohl nur von den Vögeln übertroffen werden. Wenn man auch bei Säugetieren eben nicht gerade lange nachdenken muss, um Beispiele für derartige Unterschiede zu finden, so ist der Grund dafür wohl weniger in der relativen Häufigkeit derselben überhaupt, als in dem Umstande zu suchen, dass sie gerade bei solchen Arten häufig sind, die uns aus irgend einem Grunde näher stehen und bekannter sind. Jedem, auch dem Laien in der zoologischen Wissenschaft ist bekannt, dass der männl. Löwe eine Mähne, der Edel-, Damhirsch und das Reh ein Geweih besitzt, auch die Größenverhältnisse der Geschlechter, das größere Gewicht beim Männchen von Wildschwein, Steinbock, Gemse, Wildkatze und Luchs, die größere oder alleinige Entwicklung der Eckzähne beim männlichen Pferd und Schwein, Moschustier, Rentier und Hirsch; der Sporn des männlichen Schnabel-

1) His, Offene Fragen der pathologischen Embryologie. Internationale Beiträge zur wiss. Medizin, 1. Bd., 1891.

2) Giacomini, Su alcune anomalie di sviluppo dell' embrione umano. Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino, Vol. 23, 1887—88, Nota 2, p. 206, Fig. 7; Vol. 24, 1889, p. 576, Fig. 3, 4 etc.

tiers, die stärkere Entwicklung des Gehörns beim männlichen Steinbock, beim Gemsbock, verschiedenen Wildschafen (*Argali* etc.) sind bekannt. Viel größer ist aber auch bei den Säugetieren die Zahl derjenigen Formen, die sich in beiden Geschlechtern mit Ausnahme der Geschlechtsorgane äußerlich wenig oder gar nicht unterscheiden, wie dies bei den Nagern z. B. der Fall ist und eben gerade bei horn- oder geweihtragenden Wiederkäuern ausnahmsweise nicht gilt.

Andrerseits finden wir bei Batrachiern Rückenkämmen (Tritonen), Sporne und Begattungsscheiben an den Hinterbeinen (*Molge rusconii*, bezw. *montana*), lange Schwanzfäden (*M. palmata*, *vulgaris* var. *meridionalis*, *montandoni*), ferner stärkere Verbreiterung des Ruderschwanzes und lateraler Hautleisten, schließlich auffallende Färbungsunterschiede (Tritonen); ferner Brust-, Arm-, Daumenschwielen, äußere und innere Schallblasen; niemals aber sind die zahlreich — bei *Hylodes*, *Bufo*, *Ixalus*, *Ceratophrys*, *Ceratohyla*, *Hemiphractus*, *Ceratobatrachus* u. a. — vorkommenden häutigen oder hornigen Supraorbitalhörner sekundäre Geschlechtsunterschiede, sondern stets beiden Geschlechtern gemeinsam zukommend.

Auch bei den Anuren sind Färbungsunterschiede häufig, ich erinnere hier nur an die beim Männchen hell-, beim Weibchen dunkelgrüne Flecken von *Bufo viridis*, an die beim Männchen braune, beim Weibchen graue Grundfarbe und Zeichnung von *Pelobates fuscus*, wenigstens bei österreichischen Exemplaren. — Größenunterschiede (♀ wie bei den Schlangen größer als das ♂) finden wir von den einheimischen Batrachiern bei *Bufo vulgaris*, *Rana esculenta* am stärksten entwickelt.

Was nun die Reptilien anbelangt, so finden sich folgende sekundäre Geschlechtsunterschiede bei ihnen vor:

- 1) Haut- und Hornanhänge (Hörner, Kehlsäcke, Kämmen, Sporne);
- 2) Schenkel- und Präanalporen;
- 3) Dimensionsverschiedenheiten (Kopfgröße, Schwanzlänge, Totallänge);
- 4) Färbungs- und Zeichnungsunterschiede;
- 5) Unterschiede in der Zahl der Ventral-, Subcaudalschilder und Schuppenlängsreihen;
- 6) stachelartige Schuppenkiele (bei männlichen Seeschlangen), oder Tuberkeln an den Hinterbeinen (bei männlichen Schildkröten), oder an der Schwanzbasis (*Oedura*-Arten) oder Sporne an der Schwanzbasis (gewisse Tejiden).

Von *Hatteria* (*Sphenodon*) sind mir sekundäre Geschlechtscharaktere (außer in der Färbung) zwar nicht bekannt, doch dürfte J. Berg¹⁾ mit seiner Vermutung, der Rückenkegel des Männchens sei höher als der des Weibchens, wohl Recht haben. Kehle des Männchens hell-

1) Zool. Garten, 1894, Nr. 4, S. 103.

violett mit weißen Längslinien, ein großer schwarzer Schulterfleck vorhanden. (Kopf des Männchen größer?)

Bei den Krokodilen sind beide Geschlechter meines Wissens äußerlich nicht zu unterscheiden.

Dagegen finden wir wieder bei Schildkröten eine recht große Mannigfaltigkeit in solchen sekundären Geschlechtscharakteren, wenn man auch allerdings bei gewissen Gruppen, wie bei den Chelydriden, Trionychiden und Cheloniden die beiden Geschlechter äußerlich nicht unterscheiden kann und auch bei zahlreichen Gattungen anderer Familien dies gar nicht oder nur nach dem ausgehöhlten (Männchen) oder flachen oder selbst etwas gewölbten (Weibchen) Brustschild möglich ist; obwohl auch dieses Unterscheidungsmerkmal uns mitunter unerwarteterweise im Stiche lässt, indem z. B. bei der genau zwischen *Testuda graeca* und *marginata* stehende *T. ibera* beide Geschlechter von einander nicht zu unterscheiden sind, während sie sich bei den ersterwähnten beiden Arten durch die Vertiefung der Brust des Männchen und bei *graeca* auch noch durch den langen, einen Hornnagel tragenden Schwanz des Männchen unterscheiden lassen.

Bei *Staurotypus* und *Cinosternum*, also zwei verschiedenen, wenn auch nahestehenden Familien angehörenden Gattungen, kommen Gruppen von kleinen Horntuberkeln an den Hinterextremitäten vor (bei den bekannten Arten *C. odoratum* und *pennsylvanicum*), und zwar je eine Gruppe an der Unter- oder Hinterseite des Schenkels und unter dem Hintern. Ein Rest letzterer Gruppe ist vielleicht der ungefähr an derselben Stelle stehende, aber in beiden Geschlechtern vorkommende Hornzapfen von *Testudo ibera*, ebenso wie auch der Hornnagel des Schwanzes der Männchen *T. graeca* bei einigen *Cinosternum*-Arten (*C. integrum* und *cruentatum*) im Männchen, bei anderen aber in beiden Geschlechtern, bei wieder andern aber nicht auftritt. — Boulenger erwähnt an seinem Cat. Chelon. Coll. Brit. Mus. (London 1889) noch zweier Fälle äußerer Geschlechtsunterschiede bei *Cinosternum* die wir selber wegen Mangel an Vergleichsmaterial von beiden Geschlechtern nicht aufgefallen sind; nämlich der Mangel eines Rückenkiels beim Weibchen von *C. integrum* (S. 42) und der Mangel der feinen braunen Linien auf den Kiefern des Weibchens von *C. leucostomum* (S. 43).

Bei *Hardella thurgi* und *Morenia* (S. 66) ist nach Boulenger das Weibchen viel größer als das Männchen; bei *Kachuga trivittata* (S. 55) das Männchen mit drei schwarzen Längsstreifen auf dem Rückenpanzer geziert; bei *Cininyxis erosa* und *belliana* ist der Vorderrand des Bauchpanzers stark verdickt und kürzer beim Weibchen als beim Männchen. Auch bei manchen Trionychiden sind die Weibchen viel größer als die Männchen.

Im Uebrigen aber unterscheiden sich die meisten Süßwasserschildkröten aus der Familie der Testudiniden durch die relative Schwanz-

länge, wie man schon bei unseren drei europäischen Arten, namentlich der sehr langschwänzigen *Emys orbicularis* (= *europaea* Schn. = *Cistudo lutaria* Strauch) bemerken kann. Ich habe gegen ein Dutzend Arten zu untersuchen Gelegenheit gehabt und gefunden, dass der Schwanz des Männchens immer wenigstens etwas länger ist als der des Weibchens und dass der Unterschied zwischen beiden Schwanzlängen um so geringer wird, je kürzer der Schwanz überhaupt ist, so dass schließlich bei Schwänzen, die niemals oder fast niemals aus der Schale hervorgestreckt werden, der Unterschied in beiden Geschlechtern fast = 0 wird; bei *Emys orbicularis* ist der Schwanz des Männchens durchschnittlich anderthalb Mal so lang als der des Weibchens, wenn auch in Ausnahmefällen, wie z. B. bei meinen Exemplaren von *Corfu* und *Sta. Maura* der Unterschied weit geringer ist und z. B.

bei einem ♂ von <i>Corfu</i> . . .	{	Rückenschildlänge in der Luftlinie
		gemessen: 120 mm,
		Schwanzlänge: 55 mm,
bei einem ♀ von <i>Sta. Maura</i> .	{	Rückenschildlänge: 155 mm,
		Schwanzlänge: 65 mm,

also in ersterem Falle das Verhältnis von Schild- zu Schwanzlänge wie 2.2 : 1, in letzterem wie 2.4 zu 1 beträgt.

Was nun die Eidechsen anbelangt, so will ich bei ihnen vorerst die sogenannten Femoral- und Präanalporen besprechen, welche zwar bei einer großen Zahl von Arten aus den Familien der Geckoniden, Enlephariden, Agamiden, Iguaniden, Zonuriden, Xanthusiiden, Tejiden und Amphisbaeniden; sowie schließlich den Lacertiden und Gerrhosauriden finden, aber nur bei einem Bruchteil derselben als sekundäre Geschlechtsunterschiede gelten können, indem sie entweder beim Männchen allein, oder in verschiedener Anzahl vorkommen. Das Femoraldrüsensekret als „Haft- oder Halteapparat“ bei der Begattung eine Rolle spielen zu lassen, wie es z. B. von Wiedersheim in seinem bekannten Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere geschieht, halte ich für nicht begründet; denn alle Eidechsen, die mit Schenkeldrüsen und ohne solche, begatten sich in der Weise, dass das Männchen das Weibchen mit den Kiefern festhält, also beißt, und zwar wird bei den Geckoniden, Lacertiden und Varaniden, sowie bei den 4füßigen Scincoiden das Weibchen in der Körpermitte oder vor den Hinterbeinen, bei den Anguinen und den schlangenähnlichen Scincoiden in der Regel beim Kopfe erfasst und festgehalten. —

Was nun die Geckoniden anbelangt, so kommen etwa in der Hälfte der circa 50 Gattungen derselben bei allen oder einem Teil der Arten Femoral- oder Präanalporen beim Männchen vor. Von den europäischen Arten besitzt

<i>Gymnodactylus Kotschy</i>	♂ 3—5 (4)	Präanalporen
<i>Hemidactylus turcicus</i>	♂ 4—10 (7—9)	"
<i>Gymnodactylus danilewskyi</i>	♂ 6	" (nach Strauch)
<i>Alsophylax pipiens</i>	♂ 7—11	" "

dagegen *Tarentola mauritanica* und *Phyllodactylus europaeus* keine Poren.

Alle Eublephariden besitzen im männlichen Geschlecht Präanalporen; dagegen die Pygopodiden, die sich wieder durch die Schwanzlänge, die Länge der Extremitätenstummel, und dergleichen Merkmale mitunter unterscheiden lassen, entweder in beiden Geschlechtern (wenn auch, wie Boulenger in seinem Cat. Liz. I. p. 247 für *Lialis burtoni* bemerkt, im weiblichen Geschlecht häufig undeutlich) oder gar nicht.

Von den Agamiden besitzt das Genus *Agama* Analporen: die europäischen Arten *A. sanguinolenta* zwei bis drei, die *A. stellio* (*Stellio vulgaris*) drei bis fünf Reihen, letztere Art auch noch zwei Reihen in der Bauchmitte.

Zwar finden wir noch bei acht Gattungen Präanal- und Femoralporen, aber in beiden Geschlechtern und nur in einigen derselben ist die Unterscheidung durch dieselben insofern möglich, dass sie eben beim Weibchen gelegentlich fehlen können (*Tympanocryptis*, *Diporophora*, *Physignathus* nach Boulenger).

Von den Iguaniden besitzt *Enyalioides* im männlichen Geschlecht Femoral-, *Liolaemus* und einige wenige andere Gattungen Analporen.

Von den Zonuriden finden wir bei *Pseudocordylus* Femoralporen nur beim Männchen, bei *Platysaurus* auch beim Weibchen, aber in etwas geringerer Zahl, dagegen wieder bei *Lepidophyma* aus der Familie der Xanthusiiden¹⁾ beim Männchen weit mehr als beim Weibchen.

Von den Tejiden sind zahlreiche Arten im männlichen Geschlechte mit Präanal- oder Femoralporen versehen.

Es ist wohl anzunehmen, dass das Vorkommen der Femoral- und Präanalporen und zwar in beiden Geschlechtern, bei den Eidechsen das ursprünglichere Verhältnis vorstellt und dass dieselben dort, wo sie fehlen, sekundär rückgebildet sind, nachdem sie ihre ursprüngliche nicht bekannte Funktion verloren hatten; welche Funktion sie bei denjenigen Formen besitzen, bei welchen sie gegenwärtig noch vorkommen, wäre noch zu untersuchen. Es ist auch wahrscheinlich, dass die Femoral- und Präanalporen ursprünglich miteinander eine kontinuierliche Reihe bildeten, wie dies auch noch bei manchen Formen zu bemerken ist. Die meisten Geckoniden der Gattung *Oedura* besitzen eine kleine Anzahl großer Tuberkel auf jeder Seite der Schwanzbasis.

Eine weitere Form der sekundären Geschlechtsunterschiede, fast ausschließlich auf Agamen und Iguaniden beschränkt, ist das Vor-

1) Boulenger Cat. Liz. II. p. 327.

kommen von Nacken- und Rückenkämmen und damit in der Regel zusammen auftretenden Kehlsäcken. Man wird nicht irregehen, wenn man die Anlage für Nacken- und Rückenkamm schon bei den Stammformen beider Familien als vorhanden annimmt, in der Form einer medianen Reihe kleiner aufgerichteter Schuppen die den Rückenkontur gesägt oder gezähnt machen; und zwar dürfte der Nackenkamm, der auch in Fällen zu beobachten ist, wo der Rückenkamm gänzlich fehlt, phylogenetisch noch älter sein, als der letztere.

Einen kleinen Nackenkamm finden wir bei männl. *Draco*-Arten recht häufig; der mitunter sehr lange Kehlanhang ist beim Männchen stärker entwickelt, als beim Weibchen (bei *D. volans* ist er im Männlichen gelb, im Weiblichen blau).

Sitana, *Otocryptis*, *Lyriocephalus* und *Gonyocephalus* besitzen einen großen Kehlsack im männlichen Geschlecht; bei *Japalura*, *Sulea*, *Cacotes*, *Chelosania*¹⁾ ist derselbe meist weniger entwickelt.

Merkwürdig ist, dass bei einer der wenigen Erdagamen, die den baumlebenden und kehlacktragenden Baumagamen in der Gestalt (seitlich komprimiert) gleichen, nämlich bei *A. tournevillei* ebenfalls ein ganz ansehnlicher Kehlsack im männlichen Geschlecht vorkommt. Die Kehle ist beim Männchen vieler Agameiden schön blau, gelb oder rot gefärbt oder (wie bei *A. inermis*) mit blauen (bei *A. aspera* Werner und *agilis* braunen Doppel-) Längslinien geziert, bei andern schwarzbraun.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass der Nacken- und Rücken- kamm sich in beiden Geschlechtern um so stärker in seiner Entwicklung unterscheidet, je höher er beim Männchen ist. *Lophura amboinensis* besitzt einen beim Männchen viel mehr als beim Weibchen entwickelten (von den langen oberen Dornfortsätzen gestützten) Supracaudal- und beim Männchen auch einen kleinen Längskamm auf der Schnauze.

Von den Iguaniden finden wir namentlich bei den baumlebenden *Anolis*: *Chamaeleolis*, *Xiphocercus*, *Norops*, ferner *Anolis*-Arten selbst große Kehlsäcke der Männchen, bei einem Teil der *Anolis*-Arten findet sich im männlichen Geschlecht ein supracaudaler Kamm.

Einen Kehlsack besitzt auch das Männchen von *Tropidodactylus*, *Polychrus*, *Enyalioides*, *Brachylophus* u. a., einen großen Rücken- kamm *Metopocerus*, *Iguana*, *Cyclura*.

Hörner finden sich auf der Schnauze des Männchens von *Ceratophora tennenti*, *aspera* und *stoddoerti* aber nur bei letzteren beiden bei dem Weibchen fehlend oder wenigstens bedeutend kleiner; bei *Metopocerus cornutus* (drei hornartige Tuberkeln) und endlich bei

1) Boulenger Cat. Liz. I. p. 331.

zahlreichen Chamaeleonten; von diesen sind *Ch. rhinoceros*¹⁾, *labordii*¹⁾, *antimena*¹⁾, *brevicornis*, *malthe*¹⁾, *melleri*¹⁾ einhörig; *montium*, *bifidus*, *minor*, *globifer*, *parsoni*, *o'shaugnessyi* zweihörig; *furcifer*¹⁾ gabelhörig; *Ch. oweni* (Männchen) besitzt außer einem Schnauzenhorn noch zwei Supraorbitalhörner. — *Ch. nasutus*, *gallus* und noch einige Chamaeleonten sind in beiden Geschlechtern gehörnt, doch ist wohl das Schnauzenhorn des Weibchens stets wenigstens etwas kürzer.

Bei den Schlangen sind Hörner keine Geschlechtskennzeichen und bei *Vipera ammodytes*, *latastii*, *nasicornis*, *rhinoceros*, *persica*, *cornuta*, bei *Cerastes cornutus*, *Herpeton*, *Langaha* etc. sind die Schnauzen-, bezw. Supraorbitalanhänge in beiden Geschlechtern gleich entwickelt.

Sporne an den Fersen finden sich bei *Chamaeleon basiliscus*, *calcarifer*¹⁾, *calcaratus* (Männchen), bei einigen *Cnemidophorus*-Arten aber ein Dorn auf jeder Seite der Präanal-Region (z. B. bei dem bekannten *C. lemniscatus*), ebenso bei *Centropyx* und bei *Callopiastes maculatus* ein kegelförmiger Tuberkel, ungefähr an derselben Stelle.

Unterschiede in den Dimensionen sind als sekundäre Geschlechtscharaktere sehr häufig und ich will nur einige Fälle erwähnen, welche europäische Arten betreffen. Absolut größer als die Weibchen sind Männchen von *Lacerta ocellata*, *pater*, *viridis*, *muralis*, *peloponnesiaca*, *oxycephala*, *Algiroides nigropunctatus*, *Psammodromus algirus*, der meisten Geckoniden; dagegen die Weibchen größer als die Männchen bei *Anguis* und durchschnittlich auch bei *Lacerta vivipara*.

Außerdem ist die Schwanzlänge bei den Männchen meist größer [*Lacerta danfordi*, *pater*, *ocellata*, *peloponnesiaca*²⁾] als beim Weibchen.

Der Kopf ist weit größer und dicker bei der männlichen *Lacerta ocellata*, *pater*, *viridis*, *peloponnesiaca*, weniger auffallend ist der Unterschied bei *L. oxycephala* und *muralis neapolitana*.

Die Extremitäten des Weibchens sind meist kürzer als die des Männchens [*Lacerta pater*, *viridis*, *danfordi*²⁾], dagegen der Körperbau beim Männchen häufig gedrunken, beim Weibchen gestreckt.

Am häufigsten sind bei den Eidechsen Unterschiede in Färbung und Zeichnung:

Aus der enormen Anzahl der Fälle will ich nur die auffallendsten aus der europäischen Fauna hervorheben. Zu erwähnen ist, dass die Weibchen meist ursprünglichere Färbung und Zeichnung tragen als

1) Boulenger Cat. Liz. III. p. 437 ff.; bemerken will ich hier noch, dass das Männchen von *Ch. montium* einen Rücken- und Suprakaudalkamm besitzt (wie *cristatus*), der dem Weibchen fehlt und dass bei *Ch. bifidus* das Männchen größer zu sein pflegt als das Weibchen.

2) v. Bedriaga, Lacertidenfamilie (Abh. Senkenbg. naturf. Ges., Frankfurt 1886, Bd. XIV), wo sich überhaupt viele genaue Angaben über sekundäre Geschlechtsunterschiede bei der in dieser Hinsicht ausgezeichneten Familie der Lacertiden vorfinden.

die Männchen, daher z. B. häufig noch gestreift und braun gefärbt sind, wenn die Männchen bereits die sekundäre Fleckenzeichnung besitzen oder einfarbig geworden sind und grüne oder sonstwie lebhaftere Färbung (Auftreten von Blau!) zeigen.

Es ist aber nicht immer sehr leicht, die beiden Geschlechter nach der Färbung zu unterscheiden, selbst wenn ein solcher Unterschied thatsächlich besteht. Bei *Lacert agilis* lesen wir zwar allerdings in allen Lehrbüchern, dass das Männchen grün, das Weibchen grau gefärbt ist, aber in wie vielen Fällen trifft diese Beschreibung absolut nicht zu. Wenn wir annehmen, dass die Färbung des Männchens immer mehr aus braun oder grün, und gelb, die des Weibchens aus schwarz, grau, violett, oder rosenrot (und weiss) zusammengesetzt ist, so dürften wir so ziemlich das Richtige getroffen haben. Doch kommt rotbraun auch ausnahmsweise beim Weibchen (Rückenzone: var. *erythronotus*) vor.

Bei längerer Uebung ist man übrigens in allen Fällen im Stande, die Geschlechter an ganz unbedeutenden Merkmalen — feine Tüpfelung des Kopfes (oben und an den Seiten) beim Männchen u. dergl. — zu erkennen.

Lacerta viridis ist im männlichen Geschlecht meines Wissens niemals längsgestreift, wie dies bei Weibchen so häufig der Fall ist, und meist überhaupt ohne ausgesprochene Zeichnung. Die Kehle des Männchens schön blau oder rosenrot, die des Weibchens weiß oder blassblau oder blassrosenrot gefärbt (bei der dalmatinisch-griechischen aber in beiden Geschlechtern gelbgrün; bei dieser Form: var. *major* Blng. unterscheiden sie sich nur durch die Größe des Kopfes).

Lacerta muralis fusca: Männchen mit rotem (bezw. gelbem: Mailänder Exemplare), einfarbigem oder schwarzgeflecktem Bauch und blauen Bauchrandschildchen: Dunkle Seitenzone undeutlich konturiert und weiß gefleckt. Kopf oben und Rückenzone deutlich punktiert. Weibchen mit weißem Bauche, der wenig oder gar nicht gefleckt ist. Seitenzone scharf konturiert, das obere, breitere Band meist oben und unten weiß gerändert. Kopf und Rückenzone ungefleckt.

Lacerta muralis neapolitana. Männchen mehr gefleckt oder quergestreift, Weibchen mehr längsgestreift; ersteres häufig mit einem blauen Ocellus über der Insertion der Vorderextremität; letzteres meist mehr olivengrün als rein grün. Mehr dürfte sich über den Formenkreis der *neapolitani* im Allgemeinen kaum sagen lassen, schon die Bauchfärbung der wenigen dalmatinischen Hauptuntergruppen lässt sich nicht unter einem abthun, da z. B. die var. *fiumana* und *olivacea* im männlichen Geschlecht unten gelbrot, im weiblichen weiß, die var. *tiliguerta* beim männlichen gelbgrün, beim weiblichen grünlichweiß, die var. *melissellensis* und *pelagosae* (*reticulata*) in beiden Geschlechtern nicht verschieden sind.

Lacerta vivipara ist im männlichen Geschlecht unten gelbrot, schwarz punktiert, das Weibchen dagegen hellgelb und ungefleckt, die Oberseite des Männchens ist meist mehr gefleckt, das Weibchen dagegen gestreift.

Lacerta peloponnesiaca männlich ist gefleckt, das weibliche gestreift; das erstere unten gelbgrün, aber ebenso auch das letztere, zum Unterschiede von sehr ähnlichen *muralis*-Formen.

Algiroides nigropunctatus ♂, besitzt blaue Kehle und feuerroten Bauch, das ♀ ist unten einfach grünlich, die Kehle höchstens schwach blau.

Psammodromus algirus ist im männlichen Geschlecht, wie meine Exemplare aus Algerien (Philippeville und Lambesa) beweisen, weit lebhafter gefärbt als das Weibchen, die Oberseite metallisch glänzend, die Ocellen an der Basis der Vorderextremität größer und häufig auch zahlreicher als beim Weibchen, die Längsstreifen mehr gelb (beim Weibchen eher weiß).

Unsere Blindschleiche gleicht auch wieder im weiblichen Geschlecht dem Jungen und besitzt eine dunklere von dem helleren Rücken scharf abgegrenzte Lateralzone und häufig noch den spinalen Medianstreifen der Jugendform, während das Männchen meist ganz einfarbig ist. Die blaue Fleckenzeichnung findet sich fast ausschließlich beim Männchen.

Bei *Ophisaurus*, *Ablepharus*, *Chalcides* bin ich nicht im Stande, äußere Geschlechtscharaktere überhaupt anzugeben.

Zu erwähnen wäre etwa noch, dass bei den amerikanischen *Gonatodes*-Arten die Männchen lebhafter und bunter gefärbt sind, als die Weibchen, während bei den indischen ein solcher Unterschied nicht besteht (Blng. Cat. Liz. I. p. 57).

Was die Schlangen anbelangt, so ist man zwar in den meisten Fällen im Stande, die beiden Geschlechter äußerlich zu unterscheiden, da die Schwanzwurzel des Männchens infolge der darin gelegenen beiden Ruthen zwiebel- oder rübenartig aufgetrieben und verdickt ist. Ich betrachte dies jedoch nicht als einen sekundären Geschlechtsunterschied, ebensowenig als die relative Dicke des trächtigen¹⁾ Weibchens, sondern nur als die direkte Folge der größeren Masse der Geschlechtsorgane oder Produkte selbst, die eben auf die äußeren Umrisse des betreffenden Tieres etwas verändernd einwirken.

Als sekundäre Geschlechtscharaktere kommen bei Schlangen vorzugsweise in Betracht:

1) Die relative Schwanzlänge, namentlich bei Viperiden. So ist die Schwanzlänge, um in der letzten Zeit sehr in den Vordergrund des Interesses getretene Formen zu erwähnen, bei

1) Von den Eidechsen haben namentlich trächtige Weibchen von *Lacerta vivipara* und *Algiroides fitzingeri* einen bedeutenden Körperumfang, ebenso die von Geckoniden.

Vipera ursinii ♂: 7—8 (7—9), ♀: $9\frac{1}{2}$ —11 (9—12)¹⁾

Vipera renardi ♂: $7\frac{1}{2}$ — $8\frac{1}{2}$, ♀: 8—10²⁾

mal in der Totallänge enthalten.

Damit im Zusammenhang steht auch die größere Zahl der Subkaudalen, bei

Vipera ursinii ♂: 30—37, ♀: 23—28 (22—27) (Blng. l. c.)

„ *renardi* ♂: 31—36, ♀: 24—30 (Blng. l. c.)

„ *berus* ♂: 33—41, ♀: 26—35 (Blng. l. c.).

Weniger erklärlich ist dagegen die Verschiedenheit der Ventralenzahl, welche bei den drei erwähnten Arten

V. ursinii ♂: 120—135 (128—133), ♀: 125—142 (129—135)

V. renardi ♂: 130—148, ♀: 137—142

V. berus ♂: 137—149, ♀: 135—155

beträgt, also wieder beim Weibchen durchschnittlich mehr als beim Männchen.

Durch eine einfache Betrachtung lässt sich aber dies leicht begreifen. Nehmen wir z. B. an, wir hatten zwei ganz gleich lange Kreuzottern vor uns, ein Männchen und ein Weibchen von 40 cm Totallänge; so ist es klar, dass auf das Weibchen etwa 4, auf das Männchen dagegen 5 cm Schwanzlänge kommen, daher also die Kopfrumpflänge beim Weibchen 36, beim Männchen nur 35 cm beträgt und schon dieser Unterschied bedingt eine etwa größere Anzahl von Ventralen beim Weibchen, wenn man annimmt, dass die Länge derselben bei beiden Exemplaren eine gleiche sei, was ungefähr zutreffen dürfte; da nun aber eine erwachsene weibliche Kreuzotter auch noch um ein gutes Stück ($\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$) länger ist als ein gleich altes Männchen, so ergibt sich daraus eine noch größere Verschiedenheit in der Zahl der Ventralen.

Zahlreich sind sekundäre Geschlechtsunterschiede bei Seeschlangen.

Boettger erwähnt (Zool. Anzeiger, 1888, Nr. 284, S. 395), dass bei Männchen von *Hydrophis* (*Distira*) *cyanocinctus*, *ornatus* und *loreatus* die Anzahl der Ventralen und Längs-Schuppenreihen kleiner ist als beim Weibchen, daher der Körper weniger gestreckt oder die Bauchschuppen größer.

Die Seeschlangen zeigen aber noch eine weitere sexuelle Differenz in der Ausbildung von Schuppentuberkeln bzw. Stacheln auf der Unterseite des Männchens, welche Bildung sich auf umgewandelte Schuppenkiele zurückführen lässt und wie auch schon Boettger l. c. bemerkt, jedenfalls bei der Begattung, welche in der See stattfindet, zur Erhöhung der Reibung und Erzielung festerer Verbindung wichtig und etwa dieselbe Rolle spielend, wie die Penisstacheln. Wir finden

1) Boulenger, On a little known European Viper (*Vipera ursinii* Bonop.) Proc. Zool. Soc. London, June 13, 1893.

2) Boulenger, On *Vipera renardi* Christoph. Proc. Zool. Soc. London, Dec. 5, 1893.

solche Schuppentuberkeln bei *Enhydris hardwickii* und *curtus* besonders entwickelt (Ventralen mit zwei, untere Rumpfschuppen mit einem Stachel); dagegen weniger auffallend bei *Pelamis bicolor* (*Hydrus platurus*), wo die beim Weibchen (wie beim Jungen) glatten Schuppen beim Männchen kleine Tuberkel tragen. Bei *Hydrophus obscurus* erwähnt Boulenger (Rept. Batr. Brit. India, p. 403), dass die Weibchen schwach, die Männchen stark gekielte Schuppen tragen und dass bei letzteren die Kiele oft in Tuberkeln aufgelöst sind, ebenso dass auch beim Männchen die Ventralen zwei Kiele besitzen. Von *H. gracilis* erwähnt derselbe Autor (p. 405), dass die Schuppenhöcker schwach beim Weibchen, stark beim Männchen entwickelt seien; ähnliches bemerkt er auch bei *Enhydrina* (p. 406), bei *Distira lapemidoides* (p. 412): Schuppen beim Weibchen mit einem schwachen Tuberkel oder kurzen Kiel, beim erwachsenen Männchen mit einem starken stacheligen Tuberkel; bei *D. viperina*: „Ventrals bituberculate in the male“ (p. 413).

Eine weitere bemerkenswerte Differenz zeigt nach Boulenger auch die Stärke der Halspartie bei gewissen Seeschlangen; der Hals ist beim Weibchen von *Hydrophis obscurus*, *coronatus*, *gracilis* u. a. viel schlanker als der des Männchens (p. 402) in dem angeführten Falle ist der Hals eines 2' 1" langen Männchens ebenso dick wie der eines 3' langen Weibchens. Die Anzahl der Schuppenlängsreihen um den Hals ist nach Boettger beim Männchen fast immer kleiner als beim Weibchen.

Außerdem führt Boettger noch folgende äußere Geschlechtscharaktere bei Seeschlangen an:

Wo in einer Art zwei neben vier oder vier neben sechs Präanalschuppen vorkommen, gehört die niedrigere Zahl fast immer dem Weibchen, die höhere dem Männchen zu. — Der Schwanz ist beim Männchen länger als beim Weibchen. — Der größte Körperumfang des Männchens ist im Vergleich zur Totallänge stets geringer als beim Weibchen.

Farben- und Zeichnungsdifferenzen gibt es bei Schlangen nur wenige und wenig auffallende. Niemals ist das Männchen im Vergleich zum Weibchen erheblich prächtiger gefärbt und der einzige Unterschied, den man bei mitteleuropäischen Arten (*Coronella austriaca*, *Tropidonotus tessellatus*, *Vipera berus*) nicht eben selten bemerkt, ist der, dass dem Männchen mehr die braune, dem Weibchen mehr die graue Färbung zukommt, ohne dass diese Unterscheidung auch nur einigermaßen als Regel hinzustellen wäre. Dass die Mondflecken der männlichen Ringelnatter gelb, die der weiblichen weiß seien, wird wohl noch vielfach geglaubt, doch wären nach dieser Theorie in Dalmatien wenige Weibchen der Ringelnatter zu finden und mir ist es schon einige Male vorgekommen, dass gelbgekrönte Exemplare Eier legten. Bei *Vipera ursinii* unterscheiden sich beide Geschlechter nicht

in der Färbung und dasselbe dürfte bei der verwandten *V. renardi* der Fall sein.

A. B. Meyer erwähnt¹⁾ von *Chondropython viridis* (Schleg.) (= *azureus* A. B. Meyer) von Neu-Guinea eine Färbungsdifferenz beider Geschlechter. Ich habe seitdem mich vergeblich bemüht, in späteren Arbeiten über diese Riesenschlange eine Bestätigung dieser Angabe zu finden, Boulenger erwähnt in seinem Cat. Snakes, Vol. I, p. 90 nichts davon. Ich selbst habe stets nur blaue oder grüne Exemplare mit weißer Zeichnung, also nach Meyer Männchen, niemals aber weiße, blaugezeichnete Exemplare, die Weibchen sein sollen, gesehen.

Manche dieser hier erwähnten Sexualcharaktere sind in ihrer Bedeutung durchaus nicht klar. Die in der Nähe der Analregion befindlichen Tuberkeln oder Stacheln bei den erwähnten Eidechsen mögen Reizapparate sein, die Fersensporne der Chamaeleonten aber dürften kaum diese Verwendung finden; in dieser Beziehung müssen biologische Beobachtungen nachhelfen und Aufklärung verschaffen, während die Bedeutung der Femoral- und Präanaldrüsen vielleicht eher durch histologische Untersuchungen aufgeklärt wird.

Dass bei dem bei weitem größten Teil der Eidechsen und zwar bei denjenigen, bei welchem der Begattung nicht allein Kämpfe der Männchen untereinander um ein Weibchen vorausgehen, sondern auch dieses noch mit Gewalt bezwungen und festgehalten werden muss, die Männchen größer und stärker sind als die Weibchen ist leicht zu erklären, da ja schon zur Bezwingung des Weibchens ein stärkeres, also größeres männliches Exemplar nötig ist, während ein gleich großes und starkes Exemplar leicht abgewehrt werden kann. Daher sehen wir in Ausnahmefällen, dass besonders große und kräftige *Lacerta agilis*-Männchen die oft recht unansehnlichen Weibchen der *L. viridis* überfallen und zur Begattung bringen, obwohl ich nicht ermitteln konnte, ob eine solche Kreuzung fruchtbar sei, da die Weibchen in den zwei beobachteten Fällen noch vor der zu erwartenden Eiablage starben.

Bei den Schlangen finden wir das Weibchen in der Regel größer; es finden keine Kämpfe um das Weibchen Statt, und in denjenigen Fällen, wo die Bewegung eine besonders langsame und schwerfällige ist (Vipern) oder die schwimmende Lebensweise im Ozean die Gefahr, durch Fische, namentlich Haie aufgefressen zu werden, eine sehr große ist, ist das Weibchen durch besondere Größe ausgezeichnet, nicht gerade weil es einer größeren Zahl von Eiern enthält — wir wissen ja, dass die Nattern und Riesenschlangen, soweit sie nicht auch lebendiggebärend sind, mindestens ebensoviel oder noch weit mehr Eier legen — aber weil es diese bis zur vollständigen Entwicklung im mütterlichen Körper bei sich behält und dadurch, dass so die Nachkommenschaft weit

1) Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1874, Sep.-Abdr., S. 9.

gesicherter ist, als bei der Vermehrung durch Eier, die erhöhte Gefahr der sie selbst ausgesetzt sind, paralysiert wird.

In allen Fällen, in denen die Schlangen lebendgebärend sind, ist anzunehmen, dass dieser Umstand ausgleichend gegen irgend eine schädliche Wirkung der Außenwelt wirken dürfte.

Auch *Coronella* ist vivipar und von den Eidechsen z. B. *Anguis* und in beiden Fällen ist das Weibchen wenigstens etwas größer als das Männchen und die Behändigkeit der Bewegungen relativ so gering, dass der Prozentsatz der Reptilien aus diesen Arten, welche allerlei anderen Tieren und der Verfolgungs- und Sammelwut des Menschen (auch letzterer ist jetzt bereits ein Faktor im Tierleben, wie man durch die Betrachtung der raschen Abnahme der Reptilien um große Städte, wo viele Händler und Sammler und Sonntagsausflügler leben, leicht konstatieren kann¹⁾ zum Opfer fallen, weit größer sein dürfte, als der aller anderen heimischen Reptilienarten zusammen, trotz der Anpassung der Färbung an den Aufenthaltsort. Natürlich meine ich nicht, dass etwa die menschliche Vernichtungsthätigkeit selbst schon bei der Entstehung der viviparen Formen unserer Kriechtierwelt eine Rolle gespielt hätte, sondern ich will sie nur eben als einen neu hinzugekommenen Faktor bei der Zahl der Gefahren erwähnen, denen diese Tiere ausgesetzt sind: es ist klar, dass diejenigen Exemplare einer Art, die ihre Eier bis zur völligen Entwicklung im Ovidukt behalten, die Erhaltung der Art mehr sichern als die Eierlegenden, da die Eier nur unter Zusammenwirkung sehr günstigen Bedingungen im Freien sich entwickeln, der Prozentsatz der zugrunde gehenden sehr groß ist, und eben nur durch größere Anzahl der gelegten Eier ausgeglichen werden kann.

Ebenso wie die Verfolgungen, denen eine Art ausgesetzt ist, kann bei Reptilien auch das Leben in kalten und einen kurzen Sommer be-

1) Noch vor etwa 10—12 Jahren waren um Wien Ringelnattern von $1\frac{1}{4}$ bis $1\frac{1}{2}$ Metern, Aesculapsschlangen von nahezu 2 Metern keine sehr große Seltenheit; in den Praterauen gab es Eidechsen (*Lacerta agilis*) in Massen, und in der weiteren Umgebung von Wien erreichte die *Viridis* eine Länge von mehr als 40 cm; jetzt sind Ringelnattern von der angegebenen Größe, Aesculapsschlangen von $1\frac{1}{2}$ Meter Länge bereits seltene Erscheinungen, auch *Lacerta viridis* ist nur in zwerghaften Stücken zu finden und selten über 30 cm lang. Lebhaftere und im Wasser lebende, also Menschen und Tieren schwerer zur Beute werdende Schlangen (*Tropidonotus natrix* und *tessellatus*) sind auch in der unmittelbarsten Nähe von Städten (Wien: Prater, Schönbrunn; Baden) häufig, während langsame und auf dem Erdboden lebende und ursprünglich wohl ebenso häufige wie z. B. *Coronella* entweder direkt oder durch die Ausrottung der Eidechsen, ihrer Nahrung, decimiert wurden. Dasselbe finden wir bei der noch vor wenigen Jahren enorm häufigen *Vipera ursinii*, die bei Laxenburg bereits seltener zu werden beginnt, als Wirkung der hohen Fangprämie (30—40 kr. ö. W. per Stück).

sitzenden Gegenden, in welchen die Eier im Freien wegen Mangel an Wärme nicht zur Entwicklung kämen zur Viviparität und infolge dessen zu einer Vergrößerung des Körperumfangs führen. Daher können wir auch begreifen, weshalb unter unseren heimischen Eidechsen die hochalpine *Lacerta vivipara* allein im weiblichen Geschlechte äußerst häufig größer und, wenigstens was den Rumpf anbelangt, relativ länger ist als im männlichen. —

Was die Hörner, Rückenkämme, Kehlsäcke und dergleichen Zierden des männlichen Geschlechtes anbelangt, so sind sie zweifellos als Weiterentwicklung eines beiden Geschlechtern in der Anlage vorhandenen Organes anzusehen, und dasselbe gilt von den Färbungen und Zeichnungen. Ursprünglich ist immer das Männchen äußerlich gleich dem Weibchen, ebenso wie dieses dem Jungen. Wo das Männchen einen großen Kamm hat, hat das Weibchen wenigstens einen kleinen, und wo beim Männchen ein kleiner Rückenkamm und ein größerer Nackenkamm vorkommt, besitzt das Weibchen wenigstens einen kleinen Nackenkamm; dem großen Kehlsack des Männchens entspricht ein kleiner des Weibchens, großen Hörnern des Männchens wenigstens eine Andeutung von solchen beim Weibchen; und schließlich kommt das Weibchen dem in der Entwicklung solcher Organe voranschreitenden Männchen nach und besitzt diese in derselben Größe (*Ceratophora tennenti*, verschiedene Chamaeleonten und vielleicht auch alle gehörnten Schlangen) wie dieses.

Es würde also in der Entwicklungsreihe der gehörnten Eidechsen und Schlangen:

Chamaeleon vulgaris (♂ u. ♀ ohne Horn) entsprechen der *Vipera berus*,
 „ *brevicornis* (♂ mit Horn, ♀ ohne ein solches) welcher Art?
 „ *nasutus* (♂ u. ♀ mit Schnauzenhorn) der *V. ammodytes*
 entsprechen, wenn wirklich die Entwicklung der Schlangenhörner so vor sich gegangen ist wie bei den Eidechsen.

Dass die Färbungen ebenfalls ursprünglich den weiblichen Charakter und diese den jugendlichen tragen, ist bekannt. Junge (etwa 1jährige) Männchen und Weibchen der *Lacerta agilis* und *muralis*, und noch ältere der *viridis* lassen sich kaum äußerlich unterscheiden und erst etwa ein Jahr vor der erlangten Geschlechtsreife bemerkt man den Unterschied. (Dasselbe ist ja unter anderen bekanntlich auch bei *Triton cristatus* der Fall, bei dem das junge Männchen den gelben Rückenstreifen des Weibchens besitzt). — Hier kann ich mit Bezug auf die Mitteilung von Dr. v. Lendenfeld (Zool. Anz., 1894, Nr. 461, 19. Nov.) die Bemerkung nicht unterlassen, dass es schon deswegen zweifellos vorkommt, (sondern dass die Färbungen bereits im Keim angelegt sind), weil man ja auf einer und derselben Wiese, an einer und der-

selben Mauer unter — soweit als menschliches Ermessen reicht — genau denselben Lebensverhältnissen die verschiedenartigsten Färbungs- und Zeichnungsvarietäten der *Lacerta agilis* finden kann — was bei der Sesshaftigkeit dieser und verwandter Arten nicht durch Zuzug von anderen Exemplaren u. dergl. erklärt werden kann. Während der Entwicklung verändert sich Färbung und Zeichnung bei jedem Exemplar, unabhängig von der Umgebung zu der des geschlechtsreifen Exemplars, ebenso — man verzeihe den trivialen Vergleich — als das Kalb seine Hörner bekommt, wenn es wächst, unbekümmert darum, ob diese Hörner zu seiner Umgebung passen und es sie jemals gebrauchen wird oder nicht. — Bei der Entwicklung der Lacertenzeichnung ist immer sehr viel Vererbung und sehr wenig individuelle Variation im Spiel, und das wird erst dann allgemein eingesehen werden, wenn auch die Bedeutung der Zeichnung als eines streng erblichen und phylogenetisch wichtigen Faktors allgemein anerkannt ist. Solange die Ueberzeugung sich nicht Bahn gebrochen hat, dass die Zeichnungen mindestens ebenso genau erblich sind, als wie irgend ein anderer Teil des tierischen Körpers, solange wird auch noch geglaubt und muss immer wieder speziell widerlegt werden, dass ein Tier dann gestreift oder gefleckt, grau oder grün werden könne, dass es sich in einer ähnlichen Umgebung aufhält, — eine teleologische Betrachtungsweise, die sich in diesem Gebiete am hartnäckigsten erhält. —

Im Anschlusse an meine Mitteilung „Noch etwas über konvergente Anpassung“ (Biolog. Centralblatt Bd. XIV. Nr. 3—5, 1. März 1894) möchte ich hier bemerken, dass die Anmerkung 2 auf S. 202 selbstverständlich nicht zu der Abhandlung über die Schildkrötenzeichnung, wohin sie irrtümlich gekommen ist, sondern auf S. 168 zu der vorerwähnten Mitteilung gehört. — Als Konvergenzerscheinung wären weiters nachzutragen der Brustbeinkamm bei Fledermäusen und Vögeln, die Nasenverschlussklappen bei verschiedenen wasserlebenden Säugetieren, Vögeln, Reptilien.

Als Scincoidenschuppen tragende Geckonidengattung wäre noch der indische *Teratolepis*, als Eidechsen mit mehr weniger retraktilen Katzenklauen die Familie der Eublephariden, als solche mit Greifschwanz einige wenige Geckoniden (*Stenodactylus guttatus* nach Boulenger, vielleicht auch *Agamura*) zu erwähnen. Verbreitert (sechseckige Schuppen) ist die mediane Dorsalschuppenreihe bei *Dipsas*, *Bungarus*, *Dendrophis*; eine wie mit einem Messer eingeschnittene Bauchkantenlinie findet sich bei *Dendrophis*, *Dendrelaphis* und *Philothamnus* (Colubrinen) und *Chrysopelea* (Dipsadine). Ob aber diese nach ihrem Gebiss allerdings in verschiedene Gruppen gehörigen Schlangen nicht doch näher verwandt sind als mit mancher anderen Gattung, die im Gebiss übereinstimmt, ob also die opisthogyphische Bezahnung nicht selbst

wieder ein Konvergenzcharakter ist, will ich dahingestellt sein lassen. Sind doch selbst die Elapiden von den Colubriden kaum scharf zu trennen.

Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren.

Von **Albrecht Bethe**.

Die Frage nach einem Nervensystem der Ctenophoren hat schon viele Forscher beschäftigt und die Zahl der Ansichten kommt der Zahl der Untersucher fast gleich.

Eschholz und Mertens, welche zuerst auf diesen Punkt eingingen, leugneten die Existenz eines Nervensystems ganz. Nachdem dann von M. Edwards der „Sinneskörper“ entdeckt war, wurde dieser in Verbindung mit den Meridianstreifen als Nervensystem angesehen und diese Auffassung besonders von Leuckart, Gegenbaur und Kowalevsky vertreten. Bei genauerer histologischer Untersuchung stellte sich jedoch das Fehlen eigentlicher nervöser Elemente in diesen Gebilden heraus. Besonders erwiesen sich die als Nerven angesehenen Meridianstreifen als Wimperrinnen.

Eimer [1] beschrieb nun ein durch die ganze Gallerte des Ctenophorenkörpers verbreitetes, diffuses Netz aus Ganglienzellen und Nerven bestehend, das einerseits mit den Epitzellen, andererseits mit der Muskulatur in Zusammenhang stehen und besonders in den oberflächlichen Schichten der sogenannten „Nervea“ sich vorfinden sollte.

Im Gegensatz zu Eimer leugnet Chun [2] die Existenz mesodermaler, in der Gallerte gelegener Nervelemente ganz und stellt trotz des Fehlens charakteristischer Elemente den Sinneskörper mit den Meridianstreifen als einziges Nervensystem hin. Die Muskeln der Gallerte lässt er sich auf direkte Reizungen hin ohne nervöse Vermittlung kontrahieren und den Reiz direkt von Muskel zu Muskel fortpflanzen.

Dem hält R. Hertwig, wie ich glaube mit Recht, entgegen, dass die in Zurückziehung des Trichterpols und der Plättchenreihen bestehende Reaktion auf Berührung so schnell erfolgt, dass sie ohne Vermittlung nervöser Elemente nicht zu erklären ist und dass „die Begriffe Nerv, Nervensystem und Centralorgan des Nervensystems anatomisch, histologisch und physiologisch genau bestimmt sind und nicht nach dem Belieben des Einzelnen in einem anderen Sinne als üblich angewandt werden können“. Er selber fand nun bei der Untersuchung einer größeren Anzahl von Ctenophorenarten unterhalb des Epithels einen ektodermalen Plexus großer multipolarer Zellen, welcher dem in Gemeinschaft mit seinem Bruder bei Medusen [4] gefundenen sehr ähnlich war und den er in Verbindung mit Fasern der Gallerte als das wirkliche und einzige Nervensystem der Ctenophoren ansah.

Nach Hertwig wurden die Ctenophoren noch einmal von Samassa [5] auf nervöse Elemente hin untersucht und die Resultate seiner umfangreichen Arbeit waren in dieser Beziehung ganz negativ. Er konnte weder den von Hertwig an einer ganzen Reihe von Arten gefundenen ektodermalen Nervenplexus auffinden, noch überhaupt Elemente entdecken, welche er für Nerven und Ganglienzellen hätte halten können. Er kam somit, da er es bei der Art und Weise seiner Untersuchung nicht für möglich hielt, dass ihm etwas entgangen sei, zu dem Schluss, dass die Ctenophoren eines Nervensystems in anatomischer Beziehung ganz ermangelten.

Im Sommer dieses Jahres hatte ich Gelegenheit einige Präparate, welche Herr Professor Hertwig seiner Zeit zu seiner Ctenophorenarbeit [3] gemacht hatte, durchzusehen und ich überzeugte mich davon, dass das von Samassa gelegnete Nerven-Gangliennetz ganz in der Weise existiert, wie es von Hertwig abgebildet wurde. Als ich bald darauf nach Helgoland kam, versuchte ich neben andern Arbeiten dieses Netz mit der Methylenblaumethode an Cydippe darzustellen, trotzdem Samassa diese Methode mit negativem Erfolg anwandte und trotzdem er bei der Besprechung ihrer Anwendung bei Ctenophoren sagt, „einen Plexus unter dem Epithel findet man nie“. Ich erhielt in der That schon nach wenigen Versuchen Färbungen von Zellen dicht unter dem Epithel, welche den von Hertwig abgebildeten sehr ähnlich waren und deren Ausläufer sich oft auf weite Strecken hin verfolgen ließen.

Ich verfuhr folgendermaßen: Entweder setzte ich ganze, gut lebende Cydippen in ein Gefäß mit Meerwasser, welches mit Methylenblau schwach gefärbt war (etwa 1 : 4000), ließ sie darin 1—2 Stunden herumschwimmen, bis sie deutlich blau gefärbt waren, und schnitt dann zur Untersuchung Stückchen aus dem Epithel heraus; oder ich teilte eine lebende Cydippe in passende Stücke, welche in eine Mischung von 1 Teil Seewasser, 1 Teil Aqu. dest. und einigen Tropfen einer starken Methylenblaulösung gelegt und ab und zu unter dem Mikroskop auf den Gang der Färbung hin kontrolliert wurden. Ein bestimmter Zeitpunkt für den Eintritt der Färbung lässt sich weder bei der einen noch bei der andern Methode angeben. Man muss eben warten und kontrollieren. Wie Samassa [5] angegeben, färben sich je nach der Länge der Einwirkung sehr verschiedene Elemente, ja man kann beinahe Alles auf diese Weise zur Darstellung bringen. Lässt man ein Tier lange in der Farblösung, so kann man beim lebenden Tier die Muskeln und die Kerne des ganzen Epithels mit samt den Kernen der Ruderplättchen gefärbt sehen. Es ist durchaus irrig, wenn von einigen Seiten behauptet wird, es färbten sich nur tote Kerne, wenigstens trifft dies für Farbstoffe der Gruppe, zu der das Methylenblau gehört, nicht zu. Man kann einzelne Ruderplättchen aus einem so gefärbten Tier

herauszupfen und sich überzeugen, dass alle Kerne des Plättchens gefärbt sind und dass es sich trotzdem munter umhertummelt. Man kann noch weiter gehen und ein gefärbtes Ruderplättchen in die einzelnen Geißelzellen zerzupfen, welche dann noch Stunden lang mit dunkel tingiertem Kern und schwacher Färbung des Plasmas und der Geißel herumschwimmen.

Ich möchte an dieser Stelle einen Irrtum oder eine Undeutlichkeit im Ausdruck in Samassa's Arbeit [5] klarlegen, damit sie nicht zu weiteren Irrtümern Veranlassung gibt. Er schreibt nämlich über die vitale Methylenblaufärbung: „Sie gründet sich, soweit bis jetzt bekannt, darauf, dass Methylenblau infolge des höheren Sauerstoffbedürfnisses des Nerven von ihm zu Methylenweiß reduziert und dieses bei Absterben des Nerven an der Luft zu Methylenblau wieder oxydiert wird.“ Danach möchte es scheinen, als ob das Methylenblau Sauerstoff an den Nerv abgibt; da nun aber im Methylenblau nicht ein einziges Atom Sauerstoff vorhanden ist, so kann der Vorgang nicht dieser Art sein, vielmehr kommt die Reduktion des Methylenblaus zum Leukoprodukt durch Addition von Wasserstoff zu Stande, eine Thatsache, die dem Chemiker seit langem bekannt ist.

Fig. 1.

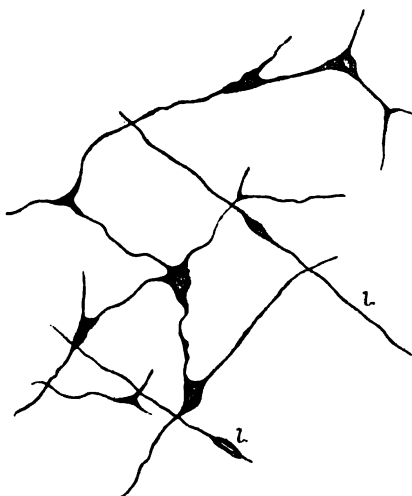


Fig. 2.

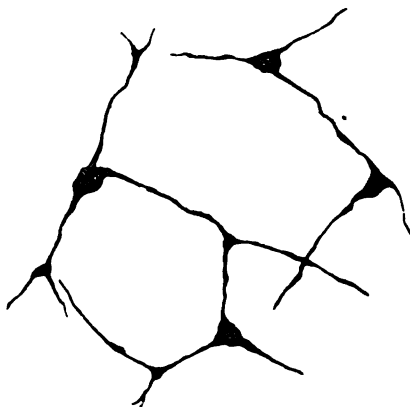


Fig. 1. Subepitheliales Nervennetz von Cydippe. Vergrößerung: Seitz, Oc. I. Obj. VII. Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

Fig. 2. Nervennetz von Cydippe (vom Anfang des Magens). Vergrößerung: Seitz, Oc. I. Obj. VII. Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

Die Färbung des subepithelialen Plexus erfolgt erst, wenn auch schon andere Teile sich etwas gefärbt haben, und bleibt nach meinen Erfahrungen nur sehr kurze Zeit erhalten. Dem schnellen Verschwin-

den der Färbung ist es auch zuzuschreiben, dass mir die Fixation weder mit meiner Methode [6], deren Veröffentlichung in nächster Zeit erfolgen soll, noch mit Ammoniumpikrat gelang, indem die Färbung schon verschwunden ist, wenn die Fixierungsflüssigkeit bis zum Plexus eingedrungen ist. Da die Färbung immerhin eine Viertelstunde erhalten bleibt, so hat man genügende Zeit kleine Gebiete genau zu durchmustern und zu zeichnen; auch hoffe ich, dass bei erneuten Versuchen die Fixierung gelingen wird.

Meine Befunde stimmen mit denen Hertwig's [3] fast in allen Punkten überein: Dicht unter dem Epithel der Körperoberfläche (Fig. 1) und des Magens (Fig. 2) liegen einzelne große Zellen, von denen meist drei seltener vier Fortsätze ausgehen, welche sich gemeinlich noch weiter teilen. Mittels dieser Ausläufer stehen alle Zellen miteinander in Verbindung, sodass ein wirkliches Nervenetz vorhanden ist. Ein anderer Teil der Ausläufer scheint mit Elementen des Epithels in Verbindung zu stehen; mit welchen und in welcher Weise kann ich zur Zeit noch nicht angeben. Ein dritter Teil senkt sich in die Gallerte und zeigt in seinem Verlauf eine Verdickung, in der ein länglicher Kern liegt. (Fig. 1 L. Eine Verbindung dieser Elemente mit dem Plexus konnte in dem zur Darstellung gebrachten Präparat nicht gefunden werden, trat aber in andern Präparaten mit Deutlichkeit hervor). Ob diese Elemente den von Hertwig als mesodermalen Teil des Nervensystems bezeichneten Gebilden entsprechen, wage ich nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden. Einen Zusammenhang dieser Fäden einerseits untereinander, andererseits mit den Muskeln konnte ich nicht wahrnehmen, da sie nie auf weitere Strecken zu verfolgen waren.

So unvollkommen diese Befunde noch sind, so zeigen sie doch wenigstens mit Sicherheit, dass der von Samassa [5] geleugnete, subepitheliale Nervenplexus Hertwigs [3] thatsächlich existiert. Wie ich schon oben hervorgehoben habe, sind die Zellen des Plexus deutlich per continuitatem mit einander verbunden. Dieses typische Nervenetz steht nun nicht vereinzelt im Tierreich da, vielmehr sind schon in mehreren Tierkreisen analoge Bildungen angetroffen worden. Dogiel [7] fand in der Haut und an den Gefäßen der Genitalorgane des Menschen aus zusammenhängenden Zellen gebildete Nervenetze. Ebenso solche Netze konnte ich unterm Epithel des Gaumens beim Frosch [6] und Weißfisch und an den Gefäßen derselben Tiere mittels Methylenblau darstellen. Neuerdings ist es mir gelungen, auch am Darm und den Darmdrüsen bei einem Arthropoden (*Mysis*) ähnliche Gebilde aufzufinden. Ein typisches subepitheliales Nervenetz mit häufig eingestreuten Ganglienzellen fand auch Herr Professor Ehrlich, wie er mir mündlich mitteilte und an der Hand einiger Zeichnungen demonstrierte, bei *Distomum spec.*? aus der Blase vom Frosch. Ferner sind hierher zu rechnen die subepithelialen Nervenplexus, welche die

Gebrüder Hertwig bei Aktinien [8], Medusen [4] und *Sagitta* [9] auffanden, bei denen es allerdings nur in vereinzelten Fällen gelang einen Zusammenhang der Zellelemente unter einander nachzuweisen.

Den Nervennetzen steht bei höheren Tieren das System der isolierten Nervenleitung als etwas sowohl anatomisch als auch funktionell ganz Verschiedenes gegenüber, wenngleich eine Verbindung beider Systeme zu bestehen scheint. Dass die Zellen des Centralnervensystems mit ihren Ausläufern von einander ganz isoliert sind und keine Verbindungen und Anastomosen mit einander eingehen, ist die Ansicht der meisten Forscher [10] auf diesem Gebiet; neuerdings sind aber besonders von Dogiel und auch von Niemack [12] Einwendungen dagegen gemacht worden. Jedoch hat Köllicker [10] schon berechnigte Bedenken gegen Dogiel's [11] Befunde an den Ganglienzellen der Netzhaut gemacht, und ich selber habe mich überzeugt, dass die von Niemack [12] beschriebenen Anastomosen der Nerven der Froschzunge nicht existieren, weshalb ich auch die von Dogiel [7] in der Haut der Genitalorgane des Menschen beschriebenen Anastomosen sensibler Nerven für irrtümliche Beobachtungen zu halten geneigt bin. In den letzten Monaten habe ich auch eine große Anzahl vorzüglicher Methylenblaupräparate vom centralen und peripheren Nervensystem von *Carcinus*, *Astacus* und *Pagurus* auf diesen Punkt hin durchmustert und habe niemals Anastomosen beobachten können. Ich halte daher die herrschende Ansicht von der isolierten Nervenleitung für durchaus richtig und glaube mit Recht die Nervennetze dem übrigen Nervensystem als etwas ganz Verschiedenes gegenüberzustellen.

Ich bin nun der Ansicht, dass wir in den Nervennetzen, wie sie bei den Ctenophoren auftreten, eine der ältesten und primitivsten Formen des Nervensystems vor uns haben und dass die isolierte Nervenleitung eine spätere Erwerbung ist. Aber auch bei den höheren Tieren ist neben der isolierten Nervenleitung für gewisse Zwecke, bei denen es sich um sehr einfache und diffuse Reflexe zu handeln scheint, das Nervennetz beibehalten worden.

Auf die Physiologie der Ctenophoren will ich hier nicht weiter eingehen, da die Zahl meiner eignen Versuche noch zu gering ist. Ich hoffe später einmal dieselben in erweitertem Maße wieder aufnehmen und darüber berichten zu können. Hier will ich nur noch auf einen Irrtum Samassa's [5] aufmerksam machen. Er schreibt auf S. 228 über *Callianira*: „Der Hauptzweck der Muskulatur dürfte hier darin bestehen, das spezifische Gewicht des Tieres zu vergrößern oder zu verkleinern, ein Vermögen, welches allen Ctenophoren zukommt und worauf neuerdings Verworn aufmerksam gemacht hat.“ Nun gelingt es bekanntlich nur bei der Anwendung der größten uns zu Gebote stehenden Kräfte eine Flüssigkeit auf einen geringen Bruchteil ihres

Volumens zu komprimieren und dadurch ihr spezifisches Gewicht um ein geringes zu vergrößern. Dass einer Ctenophore eine derartige Kraft nicht zu Gebote steht und dass ihre Wände einen derartigen Druck nicht auszuhalten im Stande sind, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Litteratur.

- [1] Eimer, a) Zoologische Studien auf Capri. 1) Ueber *Beroë ovatus*. Leipzig 1873.
b) Versuche über künstliche Teilbarkeit von *Beroë ovatus*. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XVII.
- [2] Chun, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft, Bd. XI.
- [3] R. Hertwig, Ueber den Bau der Ctenophoren. Jena 1880.
- [4] O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878.
- [5] Samassa, Zur Histologie der Ctenophoren. Archiv für mikr. Anat., Bd. XL.
- [6] Bethe, Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 44, 1894.
- [7] Dogiel, Die Nervenendigungen in der Schleimbaut der äußeren Genitalorgane des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 41, 1893.
- [8] O. u. R. Hertwig, Die Aktinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften, Bd. 14.
- [9] O. Hertwig, Ueber die Anatomie und Histologie der Chaetognathen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 14.
- [10] Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1893.
- [11] Dogiel, Zur Frage über den Bau der Nervenzellen und über das Verhältnis ihres Axenzylinderfortsatzes zu den Protoplasmafortsätzen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 41, 1893.
- [12] Niernack, Der nervöse Apparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anatomische Hefte, 1892.

Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht.

Von Wilhelm Haacke.

1895. 2

Unter allen Fragen der theoretischen Biologie, die heute im Vordergrund der Diskussion stehen, nimmt die nach der Wirkung der Befruchtung eine der ersten Stellen ein. Ich bin auf Grund ausgedehnter Versuche zu Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht gelangt, die mir der Beachtung der Theoretiker und Praktiker auf biologischem Gebiete wert zu sein scheinen, und die ich im folgenden entwickeln will.

Meine Anschauungen stehen denjenigen Weismann's, der das Haupt einer ausgedehnten Biologenschule ist, diametral gegenüber, und es wird deshalb notwendig sein, dass ich zunächst meine Nichtüberein-

und gegen Weismann's
aber dem "spezifischen"

stimmung mit den Weismann'schen Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung eingehend begründe.

Weismann hat seine Theorie der Befruchtung in einer nicht ganz einwandfreien Form vorgetragen, und diese Form ist Veranlassung gewesen zu einer Kritik, die meiner Ansicht nach nicht das Richtige trifft, und mit der ich mich hier zuerst beschäftigen will.

In seinem Vortrag über „Die inneren Fehler der Weismann'schen Keimplasma-Theorie“ (Hamburg 1894), den ich allen Anhängern und Gegnern Weismann's zur Lektüre empfehlen möchte, sagt Georg Pfeffer, dass nach Weismann's Anschauungen der Vererbungsverhältnisse „die geschlechtliche Vermischung eigens und allein und nur zu dem Zwecke in die organische Welt eingeführt sei, um der Selektion das nötige Material an individuellen Variationen zur Verfügung zu stellen“. Pfeffer begründet dann seine Ansicht, dass zwischen diesem Satz und der ganzen Anschauung unserer zeitgenössischen Wissenschaft ein Widerspruch bestände, folgendermaßen: Er führt aus, dass Weismann einen Lehrsatz der Wissenschaft in einer durchaus teleologischen Fassung ausgesprochen habe, was zwar Sitte, aber eine recht schlechte Sitte, sei. Diese Sitte würde dadurch entschuldigt, dass man jeden teleologisch gefassten Satz durch eine einfache Umformung in einen kausalen überführen könne. Richtig wäre der umgeformte Satz aber nur dann, wenn der gedachte Zweck zur Wirklichkeit, wenn die Erfüllung des Zwecks Thatsache geworden sei. Man könne alle darwinistischen Erklärungen tatsächlicher Verhältnisse auch teleologisch ausdrücken, wenn das auch nicht zu rechtfertigen sei. „Das Schema für solche Sätze würde lauten: I) [Causal.] Weil das Wesen A durch die Eigenschaft B den Vorteil C vor seinen übrigen Artgenossen voraus hatte, wurde es durch Natur-Auslese zur herrschenden Form gemacht. II) [Teleologisch.] Das Wesen A hat die Eigenschaft B, damit es den Vorteil C genießt“. Der oben angeführte Weismann'sche Satz würde nach Pfeffer dann folgendermaßen lauten: „II) [Teleologisch.] Der Sexualismus (A) hat die Eigenschaft (B), möglichst große Variation zu erzeugen, damit er (C) dieselbe der Selektion zur Verfügung stellen kann. I) [Causal.] Weil der Sexualismus (A) durch seine Eigenschaft (B) möglichst große Variation zu erzeugen, vor den übrigen Formen der Fortpflanzung den Vorteil (C) voraus hatte, diese der Natur-Auslese zur Verfügung zu stellen, so wurde er durch Natur-Auslese zur herrschenden Form gemacht“. Etwas fasslicher gestaltet, lautet dieser Satz nach Pfeffer: „Weil den mit Sexualität begabten Wesen ihre Eigenschaft, möglichst variable Nachkommenschaft zu erzeugen, im Kampf ums Dasein Vorteil brachte, wurde diese Form von Wesen die herrschende. Damit“, fährt Pfeffer fort, „sind wir zu dem sonderbaren Gedanken gelangt, dass in dem gegenwärtigen Kampf um's Dasein die Eigenschaften

der zukünftigen Nachkommenschaft Vorteil bringen sollen! Diese Missgeburt von Gedanken ergibt sich aus der falschen Anschauung, dass man alle kausalen Verhältnisse final ausdrücken kann, während dies nur zulässig ist, wenn die Erfüllung des Zweckes Thatsache geworden ist. Der Zweck, den Weismann angibt, ist aber nicht nur keine Thatsache, sondern ist umgekehrt grade die Behauptung, die er zu beweisen sucht. Damit ist die logische Unhaltbarkeit der Weismann'schen Ansicht von dem Sinne des Sexualismus erwiesen“.

Ich glaube nicht, dass diese Deduktionen Pfeffer's einspruchsfrei sind. Ich glaube vielmehr, die Ansichten Weismann's lassen sich in kausaler Fassung folgendermaßen aussprechen: Geschlechtliche Fortpflanzung, oder, sagen wir lieber, wie Weismann gegenwärtig thun würde, Amphimixis gibt Gelegenheit zu ausgiebiger Variation. Ausgiebige Variation ermöglicht es dem Kampf um Dasein, eine passende Auswahl zu treffen. Mit anderen Worten: Weismann will, glaube ich, sagen, dass diejenigen Individuen, welche der Kampf ums Dasein zur Nachzucht auswählt, nur deshalb in genügender Anzahl vorhanden sind, weil Amphimixis, Mischung der Individuen, und damit nahezu unendlich verschiedenartige Kombination individueller Charaktere stattfindet, und in dieser Ansicht vermag ich keinen inneren Widerspruch zu entdecken. Dagegen werde ich im folgenden den Nachweis erbringen, dass die Befruchtung und die nach Weismann's Ansicht mit ihr verbundene Amphimixis nicht die Anzahl in verschiedener Weise abgeänderter Individuen erhöhen kann, dass also der Kampf ums Dasein, der durch Auswahl günstig abgeänderter Individuen nach Weismann zugleich die geschlechtliche Fortpflanzung zu einer allgemeinen Einrichtung heranzüchtete, nicht so wirken kann, wie Weismann es sich denkt.

Zu dem Zwecke, Weismann's Irrtum nachzuweisen, wird es nötig sein, Weismann's Theorie der Amphimixis und die mit ihr eng verknüpfte Determinantenlehre desselben Zoologen etwas näher ins Auge zu fassen.

Nach Weismann's Vererbungstheorie von 1892 sind bekanntlich sämtliche Organe des Organismus in der Keimzelle durch eine Anzahl von Determinanten oder Bestimmungsstücken vorgebildet, und diese sind enthalten in Gebilden, die Weismann „Ide“ genannt hat, und die ihrerseits in den von Weismann sogenannten Idanten, den Chromosomen des Zellkernes der übrigen Forscher, aufgereiht sind. Jedes Id soll das Vermögen haben, den ganzen Organismus zu reproduzieren, aber die Ide sind in der Keimzelle und den sich daraus entwickelnden übrigen Zellen des Körpers nicht bloß in der Einzahl enthalten, sondern jede Zelle enthält eine große Anzahl von Iden. Von den Iden der unbefruchteten Keimzelle wird durch die Richtungkörperbildung die Hälfte ausgestoßen, sowohl in der Ei- als auch in der

Samenzelle. Nachdem jede der beiden Keimzellen durch diese „Reduktionsteilung“ die Anzahl ihrer Ide auf die Hälfte herabgesetzt hat, erfolgt die Befruchtung, wodurch die ursprüngliche Anzahl der Ide wieder hergestellt wird. Indem nun bald diese bald jene Kombination von Iden, die alle mehr oder weniger verschieden von einander sein sollen, durch die Reduktionsteilung ausgestoßen wird, wird nach Weismann eine außerordentlich große Variabilität ermöglicht. Den geschilderten Prozess nennt Weismann „Amphimixis“ oder „Vermischung der Individuen“. Ohne Amphimixis soll es dem Kampf ums Dasein an einer genügend großen Anzahl von Variationen fehlen. Allein wir werden sehen, dass das Vorhandensein von Amphimixis keine ausgiebigere Variation ermöglicht, als ihr Fehlen, dass die Amphimixis demnach nicht die ihr von Weismann beigelegte Bedeutung haben kann.

Um diesen Nachweis zu führen, wollen wir einige einfache hypothetische Beispiele betrachten.

Es handle sich zunächst um eine Organismenart, die nur ein einziges Id in ihrer Keimzelle besitzt und sich nicht geschlechtlich fortpflanzt. In diesem Falle kann das Id nur nach Maßgabe der Anzahl der Determinanten, aus denen es besteht, und der Anzahl der Variationsmöglichkeiten jeder einzelnen Determinante variieren. Besteht es nur aus einer einzigen Determinante, so bezeichnet die Anzahl der Variationsmöglichkeiten dieser Determinante die Anzahl der verschiedenen möglichen Individuen, die sich aus dem Id entwickeln können. Sind zwei Variationsmöglichkeiten vorhanden, so können sich zweierlei verschiedene Individuen entwickeln, bei drei Variationsmöglichkeiten dreierlei, bei n ebensoviel verschiedene Individuen wie die Zahl n angibt.

Dieses Beispiel interessiert uns zunächst noch nicht. Ich habe es nur angeführt, um dadurch das bessere Verständnis der folgenden zu ermöglichen.

Es sei nicht ein Id in der Keimzelle enthalten, sondern sie berge deren zwei. Der Organismus, der sich aus dieser Keimzelle entwickelt, kann nun 1) einer sich ungeschlechtlich fortpflanzenden Art angehören oder 2) einer durch geschlechtliche Fortpflanzung ausgezeichneten Species. Wir wollen beide Fälle gesondert betrachten, und in beiden Fällen wollen wir annehmen, dass in jedem Id nur eine einzige Determinante enthalten sei, und zwar eine Determinante mit zwei Variationsmöglichkeiten, welche letztere in beiden Iden dieselben sind. Die Variationsmöglichkeiten wollen wir mit a und b bezeichnen. Wir nehmen nun an, dass die Ide im Anfang einander gleich sind, und dass sie entweder infolge von Umbildungseinflüssen, die sie treffen, in gleicher oder ungleicher Weise verändert werden, oder dass sie auch unverändert bleiben können.

Bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung sind, wenn aus jedem der beiden Ide nichts anderes werden kann als ein Id mit dem Charakter a oder ein Id mit dem Charakter b, folgende Variationsmöglichkeiten vorhanden: 1) Das erste Id erhält den Charakter a, und das zweite Id erhält gleichfalls den Charakter a. 2) Das erste Id erhält den Charakter a, und das zweite den Charakter b. 3) Das erste Id erhält den Charakter b, und das zweite den Charakter a. 4) Das erste Id erhält den Charakter b, und das zweite erhält gleichfalls den Charakter b. Wenn wir nun annehmen, dass nur der Charakter a ein günstiges Verhalten bedeutet, so ist offenbar nur derjenige unserer 4 möglichen Fälle ein günstiger, in welchem beide Ide den Charakter a haben. Die Wahrscheinlichkeit, dass dieser günstige Fall eintritt, ist also $\frac{1}{4}$.

So ist es bei einer Organismenart, die sich ungeschlechtlich fortpflanzt, zwei aus je einer Determinante bestehende Ide enthält und für jede Determinante zwei in beiden Iden gleiche Variationsmöglichkeiten, unter denen eine günstig ist, besitzt. Wir wollen nun annehmen, dass bei dieser Art geschlechtliche Fortpflanzung eintritt, ohne dass sonst etwas geändert würde.

Wenn in dem von uns betrachteten Falle geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis eingeführt wird, so muss eines der Ide, von denen wir annehmen wollen, dass jedes in je einen „Idanten“ stecke, aus der Eizelle entfernt werden, ehe diese befruchtet wird, und dasselbe muss bei dem Spermatozoon, das in diese Eizelle eindringt, vor dem Befruchtungsakt geschehen. Wir wollen nun die beiden Ide der Eizelle mit 1, bezw. mit 2, und die des Spermatozoon mit 3, bezw. mit 4, bezeichnen. Durch die Reduktionsteilung kann aus der Eizelle entweder 1, oder 2, und aus dem Spermatozoon entweder 3, oder 4 ausgestoßen werden. Die befruchtungsfähige Eizelle, in der die Anzahl der Ide auf die Hälfte reduziert ist, kann demnach entweder das Id 1, oder das Id 2 enthalten, und das zur Befruchtung der Eizelle reife Spermatozoon entweder das Id 3, oder das Id 4. Es kann demnach die befruchtete Eizelle folgende Kombinationen enthalten: 1) Id 1 + Id 3; 2) Id 1 + Id 4; 3) Id 2 + Id 3; 4) Id 2 + Id 4. Andere Fälle sind unmöglich. Wenn nun, wie wir annehmen, jedes in der Eizelle und im Spermatozoon enthaltene Id nur eine Determinante enthält, die nach den beiden Richtungen a und b variieren kann, so erhalten wir folgende mögliche Fälle. In dem Fall, wo die befruchtete Eizelle die Ide 1 und 3 enthält, kann 1) das Id 1 die Modifikation a und das Id 3 ebenfalls die Modifikation a aufweisen; 2) kann Id 1 die Modifikation a, Id 3 die Variation b zeigen; 3) Id 1 zeigt b, und Id 3 zeigt a; 4) Id 1 zeigt b, und Id 3 ebenfalls die Modifikation b. Wir haben also folgende 4 Möglichkeiten von Variationen: aa, ab, ba, bb. — In dem Falle, wo die befruchtete Eizelle die Idkombination 1 + 4 enthält, haben wir genau dieselben Möglichkeiten wie bei der

Kombination 1 + 3, und dasselbe gilt von 2 + 3 und 2 + 4. Sämtliche mögliche Fälle zeigt folgende Tabelle:

1 + 3	1 + 4	2 + 3	2 + 4
1) aa	5) aa	9) aa	13) aa
2) ab	6) ab	10) ab	14) ab
3) ba	7) ba	11) ba	15) ba
4) bb	8) bb	12) bb	16) bb

Wenn nun, wie wir auch in diesem Falle, der sich nur dadurch von dem vorhin betrachteten Fall unterscheiden soll, dass hier Amphimixis besteht, dort aber nicht, annehmen, dass nur die Modifikation a eine günstige Abänderung bedeutet, wenn also nur diejenigen Individuen, die aus der Kombination aa hervorgehen, so beschaffen sind, dass sie im Kampf ums Dasein überleben können, so gibt es unter den 16 möglichen Einzelfällen, die wir hier haben, 4 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, dass in der betreffenden Art erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden, ist also $\frac{4}{16} = \frac{1}{4}$, also genau ebenso groß wie in dem vorhin betrachteten Fall, wo keine Amphimixis, keine geschlechtliche Fortpflanzung stattfand. Es ist also völlig einerlei, ob diese existiert oder nicht, und der Beweis dafür, dass es so sein muss, lässt sich auch ganz allgemein führen. Wenn bei einer Organismenart m Ide mit je 1 Determinante, welch letztere n verschiedene Variationsmöglichkeiten besitzt, in jeder Keimzelle vorhanden sind, und wenn unter den n verschiedenen Variationsmöglichkeiten nur eine günstige ist, so ist die Wahrscheinlichkeit der Erzeugung bestmöglicher Individuen der betreffenden Art = $\frac{1}{n^m}$, einerlei, ob Amphimixis stattfindet oder nicht, ob also geschlechtliche Fortpflanzung besteht oder nicht.

Es sei mir gestattet, hier noch einen dritten hypothetischen Fall zu erläutern, in welchem die Keimzelle mehr als 2 Ide enthält: Es handle sich um 4 Ide in der Keimzelle, bestehend aus je einer Determinante und um zwei Variationsmöglichkeiten für jede Determinante, die natürlich bei allen 4 Iden dieselben sein müssen. Geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis soll zunächst fehlen. Die 4 Ide wollen wir mit 1, bzw. mit 2, 3 und 4, bezeichnen.

Wenn jedes Id entweder die Modifikation a, oder die Modifikation b annehmen kann, so sind unter den von uns gemachten Voraussetzungen folgende 16 Fälle möglich:

- | | | | | |
|---------|---------|----------|----------|----------|
| 1) aaaa | 2) aaab | 6) aabb | 12) bbba | 16) bbbb |
| | 3) aaba | 7) abba | 13) bbab | |
| | 4) abaa | 8) bbaa | 14) babb | |
| | 5) baaa | 9) abab | 15) abbb | |
| | | 10) baba | | |
| | | 11) baab | | |

Wir wollen nun wieder annehmen, dass nur a eine günstige Abänderung bedeute, dass es aber nicht nötig sei, dass sämtliche Ide die Modifikation a aufweisen, sondern dass nur die halbe Anzahl der Ide, vermehrt um 1, die Variation a zu zeigen brauchen, um dem Individuum das Ueberleben zu sichern. Bei dieser Annahme sind unter den oben aufgezählten 16 Fällen die Fälle 1, 2, 3, 4 und 5 günstig. Die Wahrscheinlichkeit, dass die betreffende Organismenart erhaltungsmäßige Individuen hervorbringt, beträgt also bei unseren Prämissen $\frac{5}{16}$.

Wir wollen nun wieder annehmen, dass bei der betreffenden Organismenart geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis eingeführt würde, ohne dass sich sonst etwas verändere. Sobald dieses geschehen ist, haben wir es nicht mehr mit einer einzigen Keimzelle zu thun, sondern mit deren 2, von denen jede 4 Ide enthält. Die Eizelle soll die Ide 1, 2, 3 und 4, das Spermatozoon die Ide 5, 6, 7 und 8 bergen.

In der Eizelle sowohl als auch im Spermatozoon wird durch die Reduktionsteilung die Anzahl der Ide auf die Hälfte herabgesetzt, wobei folgende Fälle möglich sind: In der Eizelle können nach erfolgter Reduktionsteilung noch die Ide 1 und 2, oder 1 und 3, oder 1 und 4, oder 2 und 3, oder 2 und 4, oder 3 und 4 zurückgeblieben sein. Im Spermatozoon können entweder die Ide 5 und 6, oder 5 und 7, oder 5 und 8, oder 6 und 7, oder 6 und 8, oder 7 und 8 zurückgeblieben sein. Es können also in der befruchteten Eizelle die dadurch entsteht, dass das reduzierte Spermatozoon sich mit der reduzierten Eizelle verbindet, folgende 36 Kombinationen von Iden enthalten sein:

1256.	1356.	1456.	2356.	2456.	3456.
1257.	1357.	1457.	2357.	2457.	3457.
1258.	1358.	1458.	2358.	2458.	3458.
1267.	1367.	1467.	2367.	2467.	3467.
1268.	1368.	1468.	2368.	2468.	3468.
1278.	1378.	1478.	2378.	2478.	3478.

Von diesen 36 möglichen Idkombinationen wollen wir die erste ins Auge fassen, welche die Ide 1, 2, 5 und 6 enthält.

Es kann erstens jedes dieser Ide die Modifikation a aufweisen. Zweitens können 3 Ide die Modifikation a zeigen und nur 1 der 4 Ide die Modifikation b, und dieses eine Id kann entweder das Id 1, oder 2, oder 3, oder 4 sein. Drittens können 2 Ide die Modifikation a, und 2 die Modifikation b aufweisen, wobei wieder mehrere Fälle möglich sind. Viertens können 3 Ide die Modifikation b und nur 1 die Modifikation a zeigen, was abermals mehrere Fälle ergibt. Endlich können fünftens sämtliche Ide die Modifikation b haben. Wir erhalten also folgende 16 mögliche Fälle:

- | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1) aaaa | 2) aaaa | 3) aaba | 4) abaa | 5) baaa | 6) abba | 7) abba | 8) bbaa | 9) abab | 10) baba | 11) baab | 12) bbaa | 13) bbaa | 14) babb | 15) abbb |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|

In dem Falle, wo die befruchtete Eizelle die Ide 1, 2, 5 und 6 enthält, sind also obige 16 Kombinationen möglich, und unter ihnen sind nach unseren Prämissen 5 günstige. Ganz dasselbe gilt aber von jeder der 35 übrigen der 36 möglichen Idkombinationen; bei jeder beträgt die Wahrscheinlichkeit, dass eine günstige Variation der durch Befruchtung entstandenen Keimzelle eintritt, $\frac{5}{16}$. Wir erhalten also im ganzen 36.16 mögliche Fälle, unter denen 36.5 günstige Fälle sind. Die Wahrscheinlichkeit, dass in der betreffenden Organismenart auf amphimixotischem Wege günstig abgeänderte Individuen erzeugt werden, ist also $\frac{36.5}{36.16} = \frac{5}{16}$. Sie ist also genau ebenso groß wie in dem vorher betrachteten Fall, wo keine Amphimixis bestand.

Wir haben also durch obige Exempel den Nachweis erbracht, dass es bei den Prämissen Weismann's völlig einerlei ist, ob Amphimixis besteht oder nicht.

Ich habe bereits in meinem Werke „Gestaltung und Vererbung“ (Leipzig 1893) eine allgemeine Formel aufgestellt, die uns zeigt, wie groß bei den Weismann'schen Annahmen die Wahrscheinlichkeit ist, dass in einer Organismenart erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden. Würden wir mit Hilfe jener Formel (l. c. S. 92) diese Wahrscheinlichkeit in dem von uns zuletzt betrachteten Falle berechnen, so würden wir gleichfalls $\frac{5}{16}$ bekommen. Gegenwärtig kommt es nur darauf an, zu zeigen, dass Amphimixis nicht die Bedeutung haben kann, die Weismann ihr zuschreibt, dass sie bei den von Weismann gemachten Prämissen keine größere Anzahl günstiger Variationen ermöglicht, als die ungeschlechtliche Fortpflanzung, dass die geschlechtliche Fortpflanzung also nicht in der Weise, wie Weismann es annimmt, gezüchtet sein kann; denn nach Weismann ist die geschlechtliche Fortpflanzung nur deshalb von Vorteil, weil sie günstige Abänderungen in größerer Anzahl hervorbringen soll, als ungeschlechtliche Vermehrung, nicht aber, weil die auf geschlechtlichem Wege entstandenen Individuen ohne weiteres einen Vorteil über die auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen voraus hätten.

Weismann's Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung sind nach allem obigen unhaltbar. Wir wollen sie indessen noch nach einer von Weismann noch nicht in Betracht gezogenen Richtung hin verfolgen, damit uns nicht der Vorwurf gemacht werden kann, wir hätten Möglichkeiten außer Acht gelassen,

die Weismann, der ja so oft seine Anschauungen modifiziere, sich noch offen gehalten hätte.

Wir könnten nämlich noch fragen, ob denn alle Ide, beziehungsweise alle Determinanten eines Organes oder einer Zelle, oder wenigstens die Mehrzahl von ihnen, eine und dieselbe Modifikation aufweisen müssten, um den vom Kampf ums Dasein an sie gestellten Forderungen zu genügen, oder ob es nicht vielmehr auf eine bestimmte Mischung verschiedener Ide und Determinanten ankäme. In dem letzteren Falle würde nicht eine Anzahl gleichsinnig ausgebildeter Ide oder Determinanten den Ausschlag im Kampf ums Dasein geben, sondern die richtige Mischung ungleichsinnig ausgebildeter Ide, bezw. Determinanten.

Bis jetzt haben wir angenommen, dass für jedes Organ eine bestimmte Anzahl von Determinanten gleichsinnig abgeändert sein müsste, damit das betreffende Organ den Anforderungen der Umgebung genügt. Dabei haben wir gefunden, dass es einerlei ist, ob geschlechtliche Fortpflanzung und Amphimixis stattfindet oder nicht. Wir wollen jetzt einen Fall untersuchen unter der Voraussetzung, dass es auf eine richtige Mischung ungleichsinnig abgeänderter Ide beziehungsweise Determinanten ankomme.

Wir wollen annehmen, dass wir es in der Keimzelle einer Organismenart mit 2 Iden zu thun hätten, jedes bestehend aus nur einer einzigen Determinante, und dass für die Determinante jedes Ides 3 Variationsmöglichkeiten beständen, die wir mit a, bezw. mit b und c, bezeichnen wollen. Wir wollen ferner annehmen, die richtige Mischung sei ac, d. h. dass eines der beiden aus je einer Determinante bestehenden Ide die Modifikation a zeigen müsse, und das andere die Modifikation c, damit das aus der betreffenden Keimzelle hervorgehende Individuum den Anforderungen des Kampfs ums Dasein genügen kann.

Zunächst wollen wir unsern Fall bei Abwesenheit von geschlechtlicher Fortpflanzung und von Amphimixis betrachten. Es sind dann folgende einzelne Fälle möglich: 1) Das erste der beiden Ide zeigt den Charakter a, das zweite gleichfalls. 2) Das erste besitzt den Charakter a, das zweite den Charakter b. 3) Das erste zeigt a, das zweite c. 4) Das erste zeigt b, das zweite a. 5) Das erste zeigt b, das zweite gleichfalls b. 6) Das erste zeigt b, das zweite c. 7) Das erste zeigt c, das zweite a. 8) Das erste zeigt c, das zweite b. 9) Beide haben den Charakter c. Außer diesen 9 Fällen sind keine andern möglich. Wenn nun $ac = ca$ die erforderliche Mischung ist, so haben wir unter unsern 9 möglichen Fällen 2 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, mit welcher die Individuen einer Organismenart unter den gegebenen Voraussetzungen günstig variieren, ist also $\frac{2}{9}$.

Wenn wir nun wieder annehmen, dass bei der betreffenden Organismenart geschlechtliche Fortpflanzung mit Amphimixis eingeführt

würde, ohne dass sich sonst etwas änderte, so hätten wir zunächst 2 unreduzierte Keimzellen mit je 2 Iden. Die Ide der Eizelle wollen wir 1, bzw. 2, die des Spermatozoon 3, bzw. 4 nennen. Durch die Reduktionsteilung kann nun aus der Eizelle entweder 1 oder auch 2 ausgestoßen werden, oder, was dasselbe ist, es kann entweder 1 oder auch 2 in der Eizelle zurückbleiben, und im Spermatozoon kann entweder 3 oder 4 zurückbleiben. Die möglichen Idkombinationen in der befruchteten Eizelle sind also $1 + 3$, $1 + 4$, $2 + 3$, $2 + 4$.

Den ersten dieser Fälle wollen wir nun wieder ins Auge fassen.

Jedes der beiden Ide, beziehungsweise die in ihm enthaltene Determinante, kann den Charakter a oder b, oder c haben, und zwar sind im ganzen wieder 9 Fälle möglich, nämlich: aa, ab, ac, ba, bb, bc, ca, cb, cc. Da nun die Mischung $ac = ca$ die günstige ist, so sind unter den 9 möglichen Fällen 2 günstige. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine befruchtete Eizelle, die aus den Iden 1 und 3 besteht, unter unseren Voraussetzungen den erforderlichen Charakter zeigt, beträgt also $\frac{2}{9}$. Dieselbe Wahrscheinlichkeit erhalten wir, wenn wir anstatt der Idkombination $1 + 3$ die Idkombinationen $1 + 4$, bzw. $2 + 3$ und $2 + 4$, in der befruchteten Eizelle haben. Im ganzen erhalten wir also 4.9 mögliche Fälle, und unter diesen 4.9 möglichen Fällen sind 4.2 günstige Fälle. Die Wahrscheinlichkeit, dass in unserer sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismenart erhaltungsmäßige Individuen erzeugt werden, beträgt also $\frac{4.2}{4.9} = \frac{2}{9}$. Wir haben also

wieder genau dieselbe Wahrscheinlichkeit wie in dem vorhin betrachteten Fall, wo keine geschlechtliche Fortpflanzung und keine Amphimixis bestand. Die Wahrscheinlichkeit günstigen Verhaltens der Individuen bleibt dieselbe ohne Amphimixis wie mit Amphimixis auch unter der Annahme, dass es auf eine bestimmte Mischung ungleichsinnig abgeänderter Ide, bzw. Determinanten, ankomme.

Es ist daher unmöglich, dass die Weismann'schen Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung richtig sind. Dass aber eine Einrichtung, die so weit in der organischen Welt verbreitet ist, wie die geschlechtliche Fortpflanzung, keinen erheblichen Nutzen haben sollte, ist ebenso unmöglich. Durch die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung stattfindende Mischung verschiedener Plasmen muss vielmehr besseres hergestellt werden, als bei dem Unterbleiben einer solchen Mischung. Das müssen wir unter allen Umständen annehmen. Nun haben wir aber gesehen, dass die Weismann'schen Annahmen zu der Folgerung führen, dass durch geschlechtliche Fortpflanzung nichts besseres erzielt wird als durch ungeschlechtliche. Wenn die geschlechtliche Fortpflanzung aber gleichwohl die Bedeutung hat, etwas besseres zu liefern, als ungeschlechtliche Fortpflanzung, so kann diese Bedeutung nur darin bestehen, dass sämtliche ge-

schlechtlich erzeugte Individuen einer Art an den Wohlthaten der geschlechtlichen Fortpflanzung teilnehmen.

Wie haben wir uns nun die Wirkung der geschlechtlichen Fortpflanzung vorzustellen? Nach meiner Anschauung in der Festigung des Gefüges und in der Herstellung einer Norm für jedes Organ einer Organismenart. Denn die einzelnen Individuen einer Art erleiden verschiedene Lebensschicksale. Das eine wird von diesen, das andere von jenen Umständen beeinflusst, das eine nach dieser, das andere nach jener Richtung abgeändert, und jede Veränderung eines Individuums muss sich auch auf die Keimzellen, die sich in ihm entwickeln, erstrecken. Wir dürfen annehmen, dass kein Individuum ausschließlich günstige Lebensschicksale erfährt, jedes Individuum und in ihm jede Keimzelle wird nach dieser oder jener Richtung hin ungünstig beeinflusst werden. Dadurch wird die Stabilität des plasmatischen Aufbaues der Keimzellen beeinträchtigt, die Keimzellen werden in ihrem Gefüge geschädigt werden. Durch die geschlechtliche Fortpflanzung, die eine gegenseitige Beeinflussung verschiedener Plasmen ermöglicht, gleichen sich die Schädigungen, die jedes einzelne individuelle Plasma erlitten hat, wieder aus. Die Norm wird wieder hergestellt, das Plasmagefüge wieder gefestigt.

Wie ich mir eine Festigung des Gefüges vorstelle, habe ich schon in meiner Antwort auf die von Lendenfeld'sche Kritik der Gemmarienlehre angedeutet (Biolog. Centralblatt, 1894, Nr. 14). Es ist durchaus nicht schwer, zu anschaulichen Vorstellungen über das, was ich Gefügefestigung nenne, zu gelangen. Gefügefestigung kann z. B. dadurch bewirkt werden, dass die einzelnen Elemente eines Bauwerks, wie es jedes meiner Gemmarien ist, dichter aneinander geschoben werden, und auch dadurch, dass die einzelnen Bausteine, die Gemmen, welche die Gemmarien zusammensetzen, so angeordnet werden, dass der Zerfall des Bauwerks weniger leicht als vorher möglich ist. Man legt ja bei einem aus Backsteinen errichteten Bau die einzelnen Ziegelsteine nicht so übereinander, dass die senkrecht stehenden Fugen zwischen ihnen in der Weise zu stehen kommen, dass sie in eine und dieselbe Ebene hineinfallen; vielmehr ordnet man die Steine in der einen Schicht der Länge, in der darüber gelegenen Schicht der Quere nach an, u. dergl. mehr. Ueber die größere oder geringere Festigkeit des Gefüges von Bauwerken gibt es ja anschauliche Beispiele in großer Anzahl. Eine Festigung des Plasmagefüges kann aber dadurch stattfinden, dass die Gemmarien aufeinander einwirken, und hierzu gibt die Befruchtung Gelegenheit. Die gegenseitige Beeinflussung und Festigung der Gemmarien erfolgt nach meiner Ansicht dadurch, dass sie einander anziehen, sich dichter zusammendrängen, und dadurch die Gemmen, aus denen sie bestehen, enger und besser aneinander schieben.

Ich nehme nun an, dass die fest gefügten Gemmarien zerstörenden

Einflüssen irgend welcher Art besser widerstehen, als die locker gebauten, dass also diejenigen tierischen und pflanzlichen Individuen, deren Plasma aus gut gefügten Gemmarien besteht, eine kräftigere Konstitution haben, als die mit schlecht gefügten Gemmarien, dass die ersteren im Kampf ums Dasein überleben, die letzteren nicht, dass also eine Gefügezuchtwahl oder konstitutionelle Auslese stattfindet. Da nun die geschlechtliche Fortpflanzung nach meiner Ansicht die Festigung des Gefüges begünstigt, so kann auch ich sagen, dass sie durch konstitutionelle Zuchtwahl zu einer ziemlich allgemeinen Einrichtung in der Organismenwelt geworden ist. Nötig ist die Befruchtung nicht in allen Fällen, und sie musste auch erst vorhanden sein, ehe die Auslese sich ihrer bemächtigen konnte. Was ihr Dasein anbelangt, so dürfte es, wie ich schon in „Gestaltung und Vererbung“ ausgeführt habe, auf das Vereinigungsbestreben von getrennten Massen gleichartiger Substanz zurückzuführen sein. Nachdem Befruchtung durch dieses Bestreben hier und da erfolgt war, gab es Individuen von verschiedener Gefügefestigkeit, nämlich auf ungeschlechtlichem Wege entstandene, relativ locker gefügte, und durch Befruchtung erzeugte mit festerem Gefüge. Die ersteren wurden durch die konstitutionelle Auslese zum Ueberleben bestimmt, während die letzteren zu Grunde gingen. Mit der Festigkeit des Gefüges wurde also auch die Einrichtung der Befruchtung allmählich herangezüchtet; sie wurde bei den meisten Organismenarten schließlich zu einer dauernden und unerlässlichen Institution. Wir haben somit gleich Weismann die weite Verbreitung der Befruchtung dadurch erklärt, dass wir sie durch Naturauslese herangezüchtet sein lassen.

Aber unsere Erklärung ist doch wesentlich verschieden von der Weismann'schen. Nach uns beseitigt die Befruchtung Abweichungen von der Norm, während sie nach Weismann gerade Abweichungen herbeiführt. Für den, der mit den Thatsachen der Tier- und Pflanzenzüchtung bekannt ist, brauche ich wohl nicht weiter darauf hinzuweisen, dass diese Thatsachen für unsere Anschauung und gegen die Weismann'sche sprechen.

Die einzelnen Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung denke ich mir folgendermaßen: Es ist bekanntlich durch Oscar Hertwig nachgewiesen worden, dass die Reifungsvorgänge der Keimzelle zu einer Reduktion der Anzahl der Chromosomen oder Kernstäbe führen. Beim Pferdespulwurm (*Ascaris megalocephala*) teilt sich die Eimutterzelle zunächst auf dem Wege der gewöhnlichen Zellteilung in eine größere und eine kleinere Zelle, von denen jede ebensoviel Chromosomen besitzt wie die Mutterzelle. Auch diese beiden Zellen teilen sich, wobei indessen die Anzahl der Chromosomen in den aus der Teilung hervorgehenden vier Zellen um die Hälfte vermindert wird, weil die Chromosomen sich in diesem Falle nicht teilen, sondern weil

bei der Teilung der aus der Teilung der Eimutterzelle hervorgegangenen Zellen nur die halbe Anzahl der Chromosomen in jede aus der zweiten Teilung hervorgehende Zelle zu liegen kommt. Es entstehen im ganzen vier Zellen, eine große und drei kleine, von welcher letzteren die erste und die zweite aus der Teilung der kleineren, die dritte aus der Teilung der größeren der beiden durch die Teilung der Eimutterzelle entstandenen Zellen hervorgegangen ist. Die Reifungsvorgänge, die zur Bildung der Spermatozoen führen, erfolgen nach demselben Schema wie die Eireifungsvorgänge, mit der Ausnahme, dass anstatt dreier kleiner und einer großen Zelle vier gleich große Zellen gebildet werden. Das Wesentliche an dem Keimzellenreifungsprozesse ist, dass durch ihn die Anzahl der Chromosomen, welche die betreffende Organismenart charakterisiert, auf die Hälfte herabgesetzt wird. Dadurch nun, dass das fertige Spermatozoon in die zur Befruchtung reife Eizelle eindringt, wird die ursprüngliche Anzahl der Chromosomen wieder hergestellt. Es handelt sich bei dem Keimzellenreifungsprozesse also zweifellos um Reduktion der Chromosomenzahl. Ich schließe nun aber aus zahllosen von mir angestellten und demnächst zu publizierenden Vererbungsversuchen, dass dabei nicht bloß eine Reduktion der Anzahl der Chromosomen, die nach meiner Ansicht Vererbungsträger chemischer Eigenschaften sind, erfolgt, sondern auch eine solche der verschiedenen **formgebenden Plasmen**, als deren Sitz ich den Zelleib, insbesondere dessen organischen Mittelpunkt, das Centrosoma, betrachte. Nach meiner Anschauung besteht die befruchtete Eizelle und der Organismus, der sich aus ihr entwickelt, aus zwei verschiedenen Plasmamodifikationen der betreffenden Organismenart, und ich erkläre mir die eigentümlichen von mir beobachteten und in „Gestaltung und Vererbung“ im Auszuge mitgeteilten Vererbungserscheinungen dadurch, dass ich annehme, bei der Reduktionsteilung der Keimzellen werden diese beiden individuell verschiedenen Plasmen voneinander getrennt. Die reduzierte, also zur Befruchtung reife Keimzelle enthält nach meiner Anschauung nur eine einzige individuelle Plasmamodifikation, und dadurch, dass reduzierte Keimzellen miteinander verschmelzen, erhält die befruchtete Eizelle wieder zwei Plasmen. Diese letzteren wirken aufeinander ein, wodurch sie nach meiner Anschauung ihre Besonderheiten bis zu einem gewissen Grade ausgleichen. Sie verlieren dadurch namentlich die Abweichungen von der Norm, die jede individuelle Plasmamodifikation während des Lebens des Individuums erlitten hat. Indessen zeigen meine Vererbungsversuche, dass diese Ausgleichung keine absolute ist. Ich muss vielmehr annehmen, dass die Differenzen zwischen den einzelnen Plasmamodifikationen nur geringer werden, dass sie aber nicht völlig schwinden, und ferner, dass sich die beiden bei der Befruchtung vereinigten Plasmen bei der Reduktionsteilung der Keimzellen wieder voneinander trennen, so

dass sich jedes aufs Neue mit einem anders gearteten Plasma verbinden kann. Dadurch muss die Befruchtung notwendigerweise die Bedeutung eines nivellierenden Prozesses erhalten, den ich außerdem als einen das Gefüge des Plasmas festigenden betrachte.

Eine ähnliche Wirkung wie die Verbindung zweier individuell modifizierter Plasmen hat nach meiner Ansicht die Vermischung verschiedener Kernstoffe. Da nun die Kernstoffe nach meiner Anschauung die Träger der Vererbung chemischer Eigentümlichkeiten sind, während die Vererbung morphologischer Charaktere an das Plasma des Zelleibes gebunden ist, so würde durch die Befruchtung sowohl die chemische Konstitution der Kernstoffe, als auch die morphologische des Plasmas fort und fort befestigt und normiert.

Wo die Verschiedenheiten zweier Plasmen von vornherein gering sind, kann durch die gegenseitige Anziehung der Gemmarien allerdings noch größere Aehnlichkeit herbeigeführt werden, aber eine absolute Ausgleichung findet wohl auch in diesem Falle nicht statt. Die Plasmen behalten vielmehr immer kleine individuelle Abweichungen von der Norm bei, so dass die Befruchtung immer wieder Gelegenheit zu Ausgleichungen hat, zumal die einzelnen Individuen verschiedene Lebensschicksale haben, die sich auch durch eine verschiedenartige Beeinflussung der Keimzellen geltend machen müssen.

Wenn nun die hier entwickelten Anschauungen über die Bedeutung der Befruchtung und der Keimzellenreifung begründet sind, so erscheinen die wohlthätigen Folgen der Kreuzung und die verderblichen der Inzestzucht in neuem Lichte. Wenn jedes Individuum aus zwei verschiedenen Plasmen zusammengesetzt ist, deren Eigentümlichkeiten durch gegenseitige Berührung ausgeglichen werden, und wenn dadurch eine Befestigung der Plasmakonstitution zustande kommt, so müssen Individuen, die aus der Verbindung von nicht miteinander verwandten Eltern hervorgegangen sind, ein fester gefügtes Plasma haben und deshalb widerstandsfähiger gegen alle möglichen schädigenden Einflüsse sein, als solche Individuen, die ein Produkt der Blutschande oder Inzestzucht sind. Diese Behauptung ist jedoch, wie wir sehen werden, oberflächlich. Nicht jedes aus Inzestzucht hervorgegangene Individuum braucht notwendigerweise erheblich weniger resistenzfähig zu sein als jedes von nicht miteinander verwandten Eltern erzeugte Individuum. Wir werden zwar sehen, dass die Wahrscheinlichkeit, dass Inzestzucht die festigende Ausgleichung der Plasmen vereitelt, größer wird, wenn man fortgesetzte Inzestzucht treibt; allein auch dann können, wie sich zeigen wird, immer noch Individuen erzeugt werden, die aus verschiedenen und deshalb festigend aufeinander einwirkenden Plasmen kombiniert sind. Die Theorie der Inzestzucht, die ich im folgenden vortrage, wird nämlich Licht über das Zustandekommen der vielen voneinander abweichenden Unter-

suchungsergebnisse über die Folgen der Inzestzucht verbreiten. Bei der Darlegung dieser Theorie darf ich von den Zellkernstoffen absehen und mich nur auf die Plasmen des Zelleibes beschränken.

(Schluss folgt.)

Aus den Verhandlungen gelehrter Gesellschaften.

Kaiserliche Akademie der Wissenschaften in Wien.

Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse
vom 16. November 1894.

Das w. M. Herr Hofrat Prof. J. Wiesner überreicht den fünften Teil seiner Pflanzenphysiologischen Mitteilungen aus Buitenzorg unter dem Titel: „Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse“.

In dieser Abhandlung wird zuerst dargelegt, dass die ternifoliaten Gardenien (*G. Stanleyana* Hook., *G. Palenkaniana* T. et B., etc.) sympodiale Laubsprosse bilden, und dass die scheinbare Dreiblättrigkeit der Laubquirle auf exorbitante Anisophyllie eines Blattpaares des reduzierten terminalen Blütensprosses zurückzuführen ist. Das anisophylle Blattpaar besteht aus einem großen Laubblatt, welches mit den beiden normalen gegenständigen Laubblättern zu einem dreigliedrigen Scheinwirtel vereinigt erscheint, und aus einem reduzierten, sich häufig der Wahrnehmung entziehenden Blattschüppchen.

An *Strobilanthes scaber* Nees wurde eine andere neue Form der Anisophyllie (laterale Anisophyllie) aufgefunden. Die Blätter dieser Pflanze stehen, obgleich sie der Anlage nach dekussiert angeordnet sind, infolge der fixen Lichtlage schließlich in einer Ebene; trotzdem werden die Sprosse anisophyll, indem die der Anlage nach äußeren (d. i. von der Mutteraxe abgewendeten) Blätter die größeren werden. Dieser scharf ausgesprochene Fall von „lateraler Anisophyllie“ hat daraufgeführt, dass auch unter unseren Gewächsen (z. B. bei *Cornus sanguinea*) diese Erscheinung, wenngleich in sehr abgeschwächtem Maße, vorkommt.

Die Anisophyllie unserer Gewächse beruht auf dem Zusammenwirken von äußeren (auf die ungleich orientierten Blätter in ungleichem Maße einwirkenden) Einflüssen und jener Form der Dorsiventralität, die der Verfasser als Exotrophie bezeichnet hat; letztere ist dadurch charakterisiert, dass die an den Seitensprossen stehenden äußeren, d. i. von der Mutteraxe abgekehrten Glieder sich stärker entwickeln als die inneren.

Auch bei dem Zustandekommen der Anisophyllie von *Strobilanthes scaber* sind äußere Einflüsse und das genannte Organisationsverhältnis im Spiele. Hingegen kommt die exorbitante Anisophyllie der ternifoliaten Gardenien ausschließlich durch Exotrophie zu Stande. Es ist dies ein Grenzfall; der erste, der bisher aufgefunden wurde. Auch der entgegengesetzte Grenzfall, dass bloß äußere Einflüsse Anisophyllie hervorrufen, wurde konstatiert.

Der Verfasser macht ferner auf einen dritten neuen Fall von Anisophyllie aufmerksam, den er mit dem Namen „sekundäre Anisophyllie“ bezeichnet. Derselbe wurde an einer *Tabernaemontana* beobachtet und besteht darin, dass die Exotrophie des Muttersprosses auch im Tochttersprosse zur Geltung kommt, und zwar dadurch, dass auch die lateralen Blattpaare anisophyll werden, wodurch die Anisophyllie vollständig wird, d. h. dass trotz dekussierter Anordnung bei stetem Wechsel von lateralen und medianen Paaren doch sämtliche Blätter ungleiche Größe annehmen.

Auch diese Form der Anisophyllie wurde an Seitensprossen zweiter Ordnung bei Pflanzen unserer Vegetation aufgefunden (*Viburnum Lantana*, *Epilobium parviflorum*, *Mentha aquatica* etc.), aber auch wieder in so abgeschwächter Form, dass ohne Kenntnis des in den Tropen beobachteten Falles die bei uns auftretenden Fälle wohl noch lange der Wahrnehmung sich entzogen hätten.

In biologischer Beziehung haben die Studien über Anisophyllie folgende Resultate ergeben:

1) Soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, dient die Anisophyllie der Herstellung günstiger Beleuchtungsverhältnisse der Blätter.

2) Für großblättrige Holzgewächse mit abwerfendem Laube ist die Anisophyllie ein günstiges Verhältnis, weil hier die fixe Lichtlage der Blätter ohne Drehung der Blattstiele und ohne Drehung der Internodien, also unter Beibehaltung der Blattstellung vor sich gehen kann.

3) Bei vielen kleinlaubigen Gewächsen kommen die Blätter unter Annahme der fixen Lichtlage in Lagen, unter welchen Anisophyllie nicht oder nur in schwachem Grade zur Ausbildung gelangen kann.

4) Bei Gewächsen mit kleinen, dichtgedrängt stehenden Blättern (Tanne, Selaginellen) hat die Anisophyllie den Zweck, infolge der Kleinheit der oberen Blätter die Beleuchtung der unteren zu ermöglichen.

5) Immergrüne Laubbäume sind infolge der Beleuchtungsverhältnisse auf Verzweigungsformen angewiesen, welche sich mit Anisophyllie nicht oder nur schwer vertragen. Laubbäume mit abwerfendem Laube lassen aber infolge der Beleuchtungsverhältnisse Verzweigungsformen zu, welche durch die Anisophyllie begünstigt werden oder mit derselben verträglich sind. Deshalb tritt unter den tropischen Laubbäumen gewöhnliche Anisophyllie seltener und weniger ausgeprägt als unter unseren Laubbäumen auf.

6) Bei den ternifoliaten Gardenien hat die Anisophyllie augenscheinlich den Zweck, durch Umwandlung der gegenständigen Blattpaare in dreigliedrige Scheinwirtel eine dem Bedürfnis der Pflanze angepasste Vergrößerung der assimilierenden Blattfläche oder überhaupt eine der Lebensweise der Pflanze zuzugende Oberflächengröße des Laubes herzustellen.

7) Die laterale Anisophyllie leistet der Pflanze keinen besonderen Dienst; sie erscheint nur als Konsequenz des morphologischen Charakters des betreffenden Gewächses, welches aus der Anisophyllie so lange Nutzen zieht, als die ursprünglich mehrreihige Anordnung der Blätter erhalten bleibt.

Berichtigungen.

In der „Entgegnung“ von Herrn v. Hanstein in Nr. 2 sind wegen zu spät eingegangener Revision folgende Fehler stehen geblieben, man bittet dieselben berichtigen zu wollen:

S. 80 Z. 2 von oben lies:	„Reaktion“	statt	„Regeneration“.
S. 80 Z. 7 „oben „	„psychischen“	„	„psychologischen“.
S. 80 Z. 7 „oben „	„handele“	„	„handeln“.
S. 80 Z. 11 „oben „	„Frage“	„	„Fragen“.
S. 80 Z. 15 „oben „	„herauslesen“	„	„hinauslassen“.
S. 80 Z. 15 „oben „	„unbeantwortet“	„	„unberücksichtigt“.
S. 80 Z. 24 „oben „	„den Reiz“	„	„dem Reiz“.
S. 80 Z. 25 „oben „	„psychischer“	„	„psychologischer“.

Smithsonian Institution. HODGKINS PRIZES.

Sir:

Washington, January 10, 1895.

The time for the reception of treatises or essays offered in competition for the Hodgkins Fund Prizes of Doll. 10,000, of Doll. 2,000, and of Doll. 1,000 respectively, closed on the thirty-first of December, 1894, and all papers so offered, are now in the hands of the Committee of Award.

In view of the very large number of competitors, of the delay which will be necessarily caused by the intended careful examination, and of the further time which may be required to consult a European Advisory Committee, if one be appointed, it is announced that authors are now at liberty to publish these treatises or essays without prejudice to their interest as competitors.

Very respectfully,

S. P. LANGLEY,

Secretary of the Smithsonian Institution.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. März 1895.

Nr. 5.

Inhalt: **Ohlin**, Zoological observations during Peary Auxiliary Expedition 1894. — **Haecke**, Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht (Schluss). — **Wasmann**, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. — **Nagel**, Erwiderung.

Zoological observations during Peary Auxiliary Expedition 1894.

Preliminary Report

by **Axel Ohlin**,

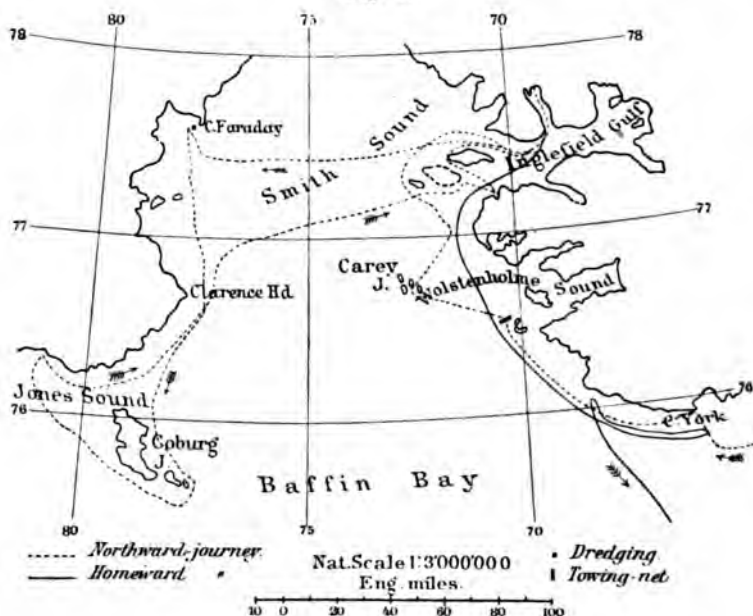
Zoologist of the expedition.

In the following short notices I want only to enumerate mammals and birds observed by the members of the expedition and to give a brief account of the working with the dredge and the surface-net. When the material of fishes and invertebrated animals collected by these methods is worked up, I hope to be able to contribute with a great many species to the knowledge of the fauna of Baffin Bay and Smith Sound hitherto so little known. Before entering on the main subject of this paper, I think it is well to give a short narrative of the route of the expedition.

Peary Auxiliary Expedition 1894, whose purpose was, chiefly, as the name implies, to bring Lieutenant Peary and his party home to the United States from their winterquarters at Bowdoin Bay on the northern coast of Inglefield Gulf in lat. 77° 40' N. and long. 69° W. consisted of seven members, the leader being Henry G. Bryant. We started from St. Johns, New-Foundland, on board the steamwhaler *Falcon* July 7 and arrived after a pleasant journey favoured by fine weather at the Danish settlement Godhavn on Disco Island July 16. After a stop here until the evening of the next day *Falcon* started again and passed Sandersons Hope inside of which is situated Upernivik, the most northern Danish colony in Greenland, at 8 p. m. July 19.

the more northward we proceeded. Crossing Melville Bay pretty near the coast and having been nipped several times in its vast packice-fields, we reached Cape York in lat. $75^{\circ} 55' N$. July 23; there a short stop was made and the Eskimo-settlement visited. Carey-Islands having been explored the next day for the purpose of finding traces of the missing Swedish expedition of Björling and Kallstenius we arrived on July 25 at the entrance of Inglefield Gulf. Trying in vain to get through the winterice, with which the whole bay was filled, we started on August 5 for Ellesmere Land having taken on board four of Peary's companions and an Eskimo with a dogteam. On the American side of Smith Sound we landed at Cape Faraday in lat. $77^{\circ} 38' N$. August 7 and at Clarence Head situated about 60 miles (Engl.) further south in the evening of the following day. No relics or cairns from the Swedish expedition having been found and the floeice surrounding the coast very far out in the sea, we did not stop at any more places on this inhospitable shore. Then we tried to penetrate Jones Sound, but finding the ice and weather as

Fig. 1.



unfavourable as before, we returned August 12. Baffin Bay crossed once more, Falcon succeeded, at last, one week later, in reaching Peary's winterhouse at the inner end of Bowdoin Bay. Here Peary's party, except Peary himself and two others who are going to stay

another winter, went on board. August 26 we left Inglefield Gulf to return and having stopped once more at Cape York, we reached Godhavn September 2. On our homeward trip we took a more westerly route across Melville Bay finding that part of the sea now quite free from packice. In Godhavn I took passage home to Sweden with a Danish vessel and arrived at Copenhagen October 19. Falcon returned to St. Johns September 17. For those not quite familiar with the geographical configuration of Baffin Bay I have thought it useful to give a map of this region with our route marked thereupon.

Fig. 2.



Although no new species of mammals and birds were observed on our voyage, I suppose it will be interesting in regard to the geographical distribution to mention those I had an opportunity to see in the Strait of Davis and its continuation farther north.

Mammals.

1. *Vulpes lagopus*. — Only one specimen of the Arctic fox was shot; it was at Academy Bay. According to the members of Peary's party, however, these foxes seem to be fairly numerous along the whole coast from Cape York to Humboldt Glacier where the conditions are favourable for its existence.

2. *Ursus maritimus*. — On our northward trip three specimens were obtained just when we had passed Sandersons Hope and got into the first packice of Melville Bay on July 19. All were males.

The biggest one measured 8 f. 9 inch. in length. The following day another was seen, but we did not shoot it. In the floeice off Clarence Head we were successful enough to get two polarbears, and here as well as at the entrance of Jones Sound we observed several others. On our return, one old female and two cubs were shot from the vessel not far from Cape York on August 27. In Inglefield Gulf the polarbear is very rare; no specimen was killed here during Peary's two expeditions. According to former observations it seems to be most common among the vast packice-fields of Melville Bay and on the western side of the „northwater“ of Baffin Bay. Indeed, it is very strange that it should be so rare on the Greenland coast north from Cape York, and it is difficult to give a satisfactory explanation of this fact, the supply of seals here being, certainly, as good as, or, perhaps, better than on the coast of Ellesmere Land. Probably, the Eskimoes whose remains are still to be seen at so many places along the whole coast of Grinnel- and Ellesmere Land from the 82nd degree of latitude to Lancaster Sound, have abandoned their old „igloos“ on this shore just because the seals are less numerous here than on the eastside of Smith Sound. One might expect that the polarbear whose food is mainly the same as that of the „huskies“ should follow their example and move eastward, but that does not seem to be the case.

3. *Phoca hispida*. — Although only one specimen was brought on board for examination, I have no doubt that this seal is the most common in Smith Sound and its northern continuation from Cape York to Cape Union, where it was observed during Nares' expedition; probably the seal called „pooshi“ by the natives around Inglefield Gulf is identical with this species. — In regard to the seals it is much to regret that we could procure but very few specimens although a great number of them were shot, the reason being that they sink immediately in the water, if struck severely or killed by the ball. Even if met with on the ice and wounded, they were generally quick enough to jump down into one of their blowholes and disappear. In most cases, I was thus compelled to base the determination of the seals on the description I received from the members of Peary's expedition or from the Eskimoes as it is almost impossible to decide with any great degree of certainty to what species a sealhead belongs which looks up for a few minutes above the water and is observed at a not very short distance. Therefore, my notices about these animals are to be taken with a little criticism. Yet I am convinced that the seal most common in Inglefield Gulf next to the precedent one is

4. *Phoca barbata*. — We did not obtain any specimen of this big and characteristic seal during our short summertrip, but according to Peary's party, the bearded seal or „oogsook“ as the natives call it, is not uncommon along the eastside of this part of Baffin Bay and

Smith Sound, for a great many individuals were killed last winter in Inglefield Gulf by Peary's companions. Here as well as in the packice off Cape York we observed several seals of which I am quite sure that they belonged to this species.

The third form of the genus *Phoca* which, I think, is not very rare in Baffin Bay is

5. *Phoca groenlandica*. — The Greenland seal seems to like, in these regions as well as in other seas which it frequents, the vast packice-fields far from the coast. On our northward trip in Melville Bay and on our passage to Carey-Islands we saw many great herds of a seal belonging, without doubt, to the saddleback. Also, in the packice along the coast of Ellesmere Land from Cape Faraday into Jones Sound so far as we penetrated it, i. e., some few miles west from Cone Island in lat. $76^{\circ} 20'$ N. and long. $81^{\circ} 40'$ W., we met with the „harpeal“ as this species is called by the sailors from New-Foundland.

6. *Cystophora cristata*. — Although this large seal does not frequent Baffin Bay or Smith Sound, I mention it, because, on our northward trip to Disco, we killed five specimens all of them being old males. This summer, in the midst of July, the hooded seal was to be met with in considerable number in the East Greenland ice or „stor-is“ as is the Danish name of that kind of ice which, as is well known, is floating with the cold arctic current along the East Greenland coast through the Strait of Denmark round Cap Farewell so far north as to Holsteinsborg in lat. 67° N. This big ice occurred for the first time when we sighted Greenland July 12 in lat. $60^{\circ} 23'$ N. off Cape Desolation some miles northwest from Cape Farewell. In this ice we steamed for two days not very far from the coast, and everywhere we saw the „klapmyds“ of the Norwegian whalers sleeping in the bright sunshine on the heavy icefloes. Now again the question rose in my mind how these animals are able to climb the steep and high walls of this ice, a fact that struck me the first time I visited the sea around Jaen Mayen in the year 1891 on board a Norwegian whaler. Nobody has yet observed them, when boarding such an icefloe, the walls of which will, sometimes, rise five or six feet or even more above the water and have no rough borders or steps anywhere.

7. *Odobaeus rosmarus*. — Walruses were seen by us in several places as in Melville Bay in lat. $75^{\circ} 50'$ N. July 21 and in the „northwater“ of Baffin Bay on our passage from Wolstenholme Island to Carey-Islands July 24, but in greatest number it occurred among the floeice in a little bay west from Cape Faraday. Here the vessel was accompanied by walrus-herds each containing 10—12. Unfortunately we did not succeed in capturing them having no harpoons. The bottom of this bay was sandy and had a luxuriant vegetation of

big *Laminaria* and *Fucus*, and I obtained here, in five fathoms water, *Mya* and *Glyptonotus* in considerable quantities. According to what Peary's companions told me, the walrus or „avook“ (Esk.) is very abundant on some favourable places in Inglefield Gulf, where it finds a rich supply of food in the shallow water. The winterfood of the Eskimo-dogs is, mainly, walrusmeat with which Peary's stock of dogs was provisioned by the natives.

8. *Lepus glacialis*. — The polar hare is besides the lemming the terrestrial mammal which goes farthest north, its traces having been observed by Lockwood during Greely's expedition in lat. $83^{\circ} 24' N$. It was found by us at many places, e. g. on the south coast of Ellesmere Land at a cape opposite Smith Island, where we landed August 10, and on Northumberland Island, where five individuals were shot. In some valleys around Inglefield Gulf its tracks were seen. The killed specimens were all quite white except the tips of the ears, which had a black stripe about one inch long, and the underside of the feet, the hairs of which had turned reddish-brown through rubbing.

9. *Rangifer tarandus*. — The reindeer is very common in the valleys and high-plataux around Inglefield Gulf and a sure proof of this is the fact that no less than 200 odd were killed last year by Peary's party, the expedition thus being supplied during the whole winter with fresh meat. Before leaving Bowdoin Bay we visited some places in the inner half of Inglefield Gulf for reindeer-hunting; unfortunately we got only four or five. Its best feeding-places are valleys and the slopes of the mountains, which it ascends 1000 feet or more. I learned from Peary's companions that they had killed reindeers on small „noonataks“ situated some miles from the border of the inlandice, this animal non hesitating to cross glaciers.

10. *Ovibos moschatus*. — Although we did not meet with any of these interesting mammals I put the musk-oxen on this list seeing that several bones of it have been picked up by members of Peary's party in the neighbourhood of Inglefield Gulf. As is well known, its geographical distribution is highly interesting; I do not think it is necessary to enter fully on this matter here. For further information I refer to Nares' and Greely's expeditions. I only want to say that, in regard to the present range of the musk-ox, we are still before a problem not solved. Its occurrence on the eastcoast of Greenland first discovered by the German expedition and, recently, stated again by the Danes is not strange at all now since Peary's and Astrup's sledge-journey in 1892 to Independence Bay in lat. $81^{\circ} 37' N$. and long. $34^{\circ} 5' W$., where they observed about twenty, some of which were killed. Thus, the way the musk-ox has taken to reach East Greenland, is fully clear: from Grinnell Land across Kennedy or Robeson

Channel he has wandered along the northern coast of Greenland in the valleys of which he has found good feeding-places as a comparatively rich vegetation covers the slopes of the mountains of Independence Bay at the border of the large inlandice. R. Brown's opinion that Greenland must end in lat. 82° or 83° N. was thus proved to be right by Peary's important discovery. Still we cannot in a satisfactory way account for the disappearance of the musk-ox along the whole eastside of Smith Sound from lat. 82° N. as far south as to Cape York on which coast his bones have been found also by Nares' and Peary's expeditions. Feilden¹⁾, naturalist on board Alert, one of Nares' ships, believes that the Eskimoes exterminated them²⁾; „for I imagine few animals are less fitted to elude the wiles of the hunter“. Still he says on the next page: „When thoroughly frightened they take to the hills, ascending precipitous slopes, and scaling rocks with great agility“. This seems me to be a little contradictory; other travellers are always speaking of how dangerous is the hunting of the musk-ox and how furiously the old bulls attack the hunter, if he fires at the herd. I do not know what may be the case, but I suppose that the Eskimoes cannot kill the musk-oxen easier than they do the reindeer; the latter animals are very numerous, although they have been hunted by the natives for many years in the same localities where the musk-ox is now totally extinguished. Perhaps the disappearance of the musk-ox can be accounted for even by its competition with the reindeer for the scarce vegetation which hardly will supply one large herbivorous animal with food. The explanation of the fact is, in any case, very difficult and in trying to solve this problem as well as the one I mentioned regarding the polarbear I think we have to count with factors not yet appreciated by former authors and still fully unknown.

11. *Balaenoptera musculus*. — During our stay at Godhavn on the northward trip, the Eskimoes sighted far out in the sea the floating body of a big whale. Then Falcon steamed out and brought the carcass into the harbour. It belonged to the above species. — North from Disco I did not observe any right-or finwhales, but on my return to Denmark I saw finwhales several times; the determination of the species being impossible, it is unnecessary to enumerate the localities.

12. *Hyperoodon rostratus*. — When cruising in the East Greenland packice off Fredrikshaab I saw some bottlenoses among the ice. As I have supposed once before³⁾, this whale and, probably, all the

1) G. S. Nares, A narrative of a voyage to the Polar Sea etc. London 1878, Vol. 2, p. 199.

2) l. c. p. 200.

3) Ohlin A., Some remarks on the bottlenosewhale (*Hyperoodon*) in Kongl. Fysiografiska Sällskapets i Lund Handlingar, Band 4, Lund 1893, p. 6.

others except a very few, are not dependent in their distribution on the temperature of the water as formerly was believed by many authors. In Baffin Bay or Smith Sound we did not observe the bottlenose.

13. *Beluga leucas*. — „Kaa-ja-gaktoo“ (Esk.). The whitewhales seem to be very numerous in Inglefield Gulf and on the Greenland side of Baffin Bay. Many times, when trying to get through the ice in Murchison Sound and Bowdoin Bay, we had the pleasant chance to observe great shoals containing, sometimes, surely a hundred individuals of this nice whale swimming and blowing quite near the vessel. The weather being fine I observed during one week of August nearly every evening the „whitefishes“ approaching the shore. Young and old ones were always going in the same shoal. I never heard any sounds from it, as it is told by some authors.

14. *Monodon monoceros*. — „Kellelooah“ (Esk.). I believe the narwhale is also very abundant in Smith Sound and the „northwater“ of Baffin Bay as we procured narwhale-tusks in every Eskimo-settlement we visited from Cape York to Inglefield Gulf. Several evenings in August I saw here herds of this remarkable whale coming close to the ship showing but their marbled backs, but never their horns above the water. Yet the shoals did not contain so great a number as those of the „belooga“, and they seemed to keep more separate from each other. Like the whitewhales they were always to be seen in the clear strips of water or „leads“ between the icefloes. Farther south we did not meet with any. The narwhale, whitewhale and Greenland whale are probably the only real circumpolar whales. The natives, when asked about the function of the tusks, had no opinion of that, and none of the views I have seen hitherto about that matter, may be regarded as satisfactory.

Birds.

Before enumerating the birds observed during the expedition I want to remark that the small number of birds belonging to the land is to be accounted for by the rare opportunities we had to land, as we were almost the whole time on board the vessel or making excursions on the ice. By Peary's companions a few small birds of the orders *Passeres* and *Grallatores* were described as living in the vicinity of Inglefield Gulf. However I was not able to identify them after that description; therefore I have enumerated here only the birds observed by myself excluding those seen south of Cape Farewell, as they belong to the Atlantic Ocean.

1. *Falco candicans*. — I had the opportunity to see this magnificent bird only in Godhavn the first week of September, when waiting

for the Danish vessel. Peary's companions say they have observed the Greenland falcon several times in Bowdoin Bay.

2. *Plectrophanes nivalis*. — When arrived at Peary's winterhouse August 19, I saw small flights of snow-buntings among the hills and rocks, which were covered with a scarce vegetation of minute specimens of *Papaver nudicaule*, *Potentilla*, *Silene*, *Pyrola* and other plants. In Godhavn this little pretty bird was very common.

3. *Saxicola oenanthe*. — This bird I observed only once; it was in Godhavn, when stopping there on our northward trip.

4. *Corvus corax*. — We shot one raven Juli 24 at Dalrymple Island situated in the mouth of Wolstenholme Sound. Then at the end of August I observed some others at the entrance of Bowdoin Bay.

5. *Lagopus rupestris* — is very common everywhere in the Danish Greenland. Farther north I did not see any, but the ptarmigan frequents in great numbers the coast of Inglefield Gulf according to what I heard from Peary's party.

6. *Sterna macrura*. — Some specimens were observed in Murchison Sound and other parts of Inglefield Gulf. Nowhere, I think, the Arctic tern is breeding here in great number, as we saw but few of this species.

7. *Pagophila eburnea*. — The ivory-gull I met with the first time during the journey July 21 in the packice of Melville Bay. The only specimen obtained on our expedition was shot in Murchison Sound July 26. I did not see any more of these pretty birds in Inglefield Gulf, so I think it is rather rare here. During our stop off Clarence Head I saw 3 or 4, but nowhere else on the coast of Ellesmere Land.

If one must consider the ivory-gull as very scarce in Baffin Bay, I suppose

8. *Rissa tridactyla* — is the most common gull here as everywhere in the Arctic and North-Atlantic seas. On our passages through Davis' Strait and Baffin Bay, the ship was nearly the whole time followed by the kittiwake although I am rather inclined to believe that it decreases in number the farther north one proceeds in Smith Sound according to observations made by former expeditions.

9. *Larus glaucus*. — This big gull occurred nearly everywhere in Baffin Bay and Smith Sound. On the south-east Carey-Island we found the glaucous gull breeding, but only a few pairs. Yet it was not observed in so great a number as in Nova Zembla, Spitzbergen and other parts of the Arctic Ocean.

10. *Lestris parasiticus*. — The skua was to be seen on both sides of Baffin Bay and several times on our passages through the Strait of Davis, but never in great number.

11. *Procellaria glacialis*. — From my leaving St. Johns July 7 until I came, on my return voyage, into the North Sea in lat. 58° 24' N.

and long. 2° 5' E., I saw the fulmar nearly every day, whilst sailing in open water. On the contrary, when the ship was nipped in the packice of Melville Bay or Inglefield Gulf, the fulmar was not to be observed at all or very few individuals. The same fact I had to state in 1891 in the East Greenland ice around Jaen Mayen. The „mallemuck“ does not seem to like to go any distance into the packice-fields as it always disappears at their borders.

12. *Mergulus alle.* — The little auk is very abundant among the icefloes of Melville and Baffin Bay. Never before I have seen this little bird in such countless quantities as here or in Inglefield Gulf. Surely, one must estimate their number at many thousands seen in one day only. The natives are very skilful to catch them. The flesh is a delicacy and the skins with the feathers turned inwards give a warm clothing.

13. *Uria grylle.* — The black guillemot or „seapigeon“, as our sailors called this bird, was found nearly everywhere in the packice of Baffin Bay and Smith Sound, although, of course, it did not equal in number the little auk or the following species.

14. *Alca Bruenichii* — is very common on both sides of Baffin Bay. In the packice of Melville Bay and Inglefield Gulf we got many chances to shoot the loom which frequents these waters in considerable quantities.

15. *Mormon arcticus* — was seen only once off Disco Island on our northward trip July 18.

16. *Somateria mollissima.* — The eiderduck may be regarded as one of the most common birds along the whole coast from Disco Island to Inglefield Gulf. We shot it several times during the journey; most successful were our hunters on our northward trip at a little island, Dalrymple Island, at the entrance of Wolstenholme Sound, where they killed more than fifty, all females, in one hour. I found a great many nests of this bird on Carey-Islands and at many places in Inglefield Gulf. On the coast of Ellesmere Land the eiderduck was also to be found.

In regard to invertebrate animals I will remark, at first, that I had no chance to collect insects or spiders. Our botanist, Dr. Wetherill, surgeon of the expedition, had opportunities on his excursions to pick up a few of these animals. That collection being at present in America, I am not yet able to say anything certain about the species obtained by him.

On the contrary, the whole collection of marine animals was brought home by me, and having just finished a rough classification of these, I suppose it is worth while to say a little preliminarily about it. Most of the animals belonging to the sea were obtained by

the dredge or the surface-net in Inglefield Gulf. It is much to regret that I got no opportunity of dredging at other places except in the harbour of Godhavn and at Cape Faraday, the chief reason being that weather or ice did not permit it. Besides at the two above stations I had opportunities to dredge only in *five* places in Inglefield Gulf and Murchison Sound. In the subjoined map I have marked these stations together with the depths of the sea and the nature of the bottom. As will appear from that, I dredged in no water deeper than 50—60 fathoms. Therefore one cannot expect to find true deep-sea-forms among my collections; yet I feel rather satisfied with the results compared to the very few chances of dredging. On the whole Inglefield Gulf must be considered very rich in animal life which is, as I believe, to be accounted for chiefly by the great variety of the bottom within short distances. Especially favourable for highly interesting and numerous forms I found the bottom below the glaciers. In Murchison Sound I tried once to dredge with the little hand-dredge on muddy bottom in 25 fathoms water just where a river from a recedent glacier was flowing out into the sea, the water being here to a considerable distance from the shore very brackish. Still I believe this dredging was the most successful one on the expedition as regards both the number of the species and the individuals. In great quantities I obtained here 4—5 species of *amphipods*, *Mysis*, *Arcturus*, 3—4 of *palaemonids* and some other crustaceans, 3—4 of *ophiurids*, *Antedon*, probably, *Antedon Eschrichtii*, *seastars*, some *gastropods* and *bivalves* as *Leda* and *Yoldia*, *chaetopods* and other animals not yet worked up. Also, rocky bottom mixed with mud or sand was very good. Among the crustaceans which here as everywhere in the Arctic Sea are playing a very important part in the animal life, 3—4 species of *crangonids* and some *palaemonids* were very numerous; besides these, *amphipods* came up in great number of species and individuals. Fishes were also caught in the dredge mainly slow bottom-fishes as *cottids* and *blenniids*. In no less number were dredged on this bottom *ascidians* and *polyzoa*, some characteristic *gastropods* and *bivalves*, *Strongylocentrotus droebachensis*, *ophiurids* and *Antedon*. More rarely occurred *Waldheimia*, a little *cephalopod* probably *Rossia*, 2 species of *pycnogonids*, a *caprellid*, a few *seastars*, a big *lucernarid*, some *hydroids*, *Cyclopterus*, a *nemertin*, *Piscicola*, and *Myzostoma* on *Antedon*.

The only place on the coast of Ellesmere Land where I got a chance to dredge was Cape Faraday. In 5—7 fathoms water and from a sandy bottom covered with a rich vegetation of *Laminaria* and *Fucus* I obtained a few animals not before met with on the Greenland coast of Smith Sound e. g. an *idotheid* probably *Glyptonotus Sabinii*, 2—3 species of *gammarids*, and *Liparis*.

On my northward trip I also took the opportunity to dredge in

obtained have, no doubt, already been described.

I used the surface-net at six stations during the voyage: in the Strait of Davis off Fredrikshaab in lat. 62° 30' N. July 13, off Tasiusak, the most northern „Udliggersted“ of Danish Greenland some miles north from Upernivik July 19, at Dalrymple Island July 24 and three times at different places in Inglefield Gulf. The result of the surface-gatherings off Tasiusak and Dalrymple Island was next to nothing: only some *dinoflagellats*, *diatoms*, *copepods* and other *entomostraca* were secured. On the contrary, off Fredrikshaab the net was filled with *Limacina*, *copepods* and *ostracods*, *Zoea*- and *Mysis*-stages of decapods in great quantities. Not so numerous were small *Clione*, *Cydyppe*, *craspedot medusae*, *Salpa*, *Appendicularia*, one *hyperid* and *Ceratium*.

The „plankton“ of Inglefield Gulf was very rich. I found the evening to be the best time for using the surface-net; at that time and, probably, the whole night, if I may use such a word for that part of the day when the sun is lowest at the horizon, innumerable masses of pretty-looking animals rise to the surface. The best way to find out where to expect the richest life was to follow the thousands of little auk feeding on those organisms. In greatest amount were *Clione* and *Limacina*, *copepods* and *ostracods*, 4—5 species of *ctenophors*, 5 of *craspedot medusae*, one *hyperid*, 2 or 3 other *amphipods* and some *larvae* of *decapods*. More seldom I observed in the plankton *Sagitta*, *palaemonids*, *schizopods*, one *polychaet*, 2 small *fishes*, *hydroids* on floating seaweed and *Ceratium*. Unfortunately I had no good opportunity on board the vessel to preserve the fine coelenterats. Thus, now, most of them are much contracted and, of course, without their beautiful colours, so as not to allow of a sure determination. Nor had I time to describe or picture them alive.

Although, of course, the collection secured through these few dredgings and surface-gatherings is not yet worked up, I suppose it will be interesting to see the following list of some of the animals brought up in the dredge. By a very rough selection and examination I have been able to make up such a preliminary account of species surely distinguished. To this list there will be added many more, when all the classes and the pelagic forms have been worked up by specialists. Thus I have obtained from the dredging-material:

<i>Pisces</i>	10 species (at least)		
<i>Crustacea</i> : <i>Decapoda</i>	10	"	"
<i>Schizopoda</i>	2	"	"
<i>Cumacea</i>	2	"	"
<i>Isopoda</i>	5	"	"
<i>Amphipoda</i>	20	"	"
Total	49	"	"

<i>Pycnogonida</i>	2 species (at least)		
<i>Mollusca</i>: Cephalopoda	1	"	"
<i>Gastropoda</i>	15	"	"
<i>Lamellibranchiata</i>	11	"	"
<i>Tunicata</i>	6	"	"
<i>Brachiopoda</i>	1	"	"
<i>Vermes</i>	15	"	"
<i>Echinodermata</i>: Crinoidea	2	"	"
<i>Asteroidea</i>	4	"	"
<i>Ophiuridea</i>	8	"	"
<i>Echinoidea</i>	1	"	"
	Total 66	"	"

Polyzoa, *hydrozoa* and *spongiæ* are to be added to this list besides all animals obtained with the surface-net or in some freshwaterpools at Godhavn, which I found to contain great numbers of *Branchipus*, *Apus*, *copepods*, *ostracods* and other organisms not yet examined.

If the number of species already classified, which will be highly increased after a more careful and detailed examination of the whole material, is compared with a list of the collections brought home by Nares' expedition 1875—1876, one must feel surprised to see that my material obtained in a few dredgings and almost exclusively at one station only, viz. in Inglefield Gulf, will, probably, exceed that collection in number both of species and individuals. It is true that Nares' collection was obtained farther north from lat. 78° to 83° N. within an area where one might possibly expect the fauna to be poorer on account of the geographical position in higher latitudes. Nevertheless, considering the great number of dredgings and the vast circuit within which they were carried out, the difference in regard to number of species and individuals secured during both expeditions is a remarkable one. Therefore it would be interesting for future naturalists, visiting those regions, to decide whether the fauna is actually so much poorer at localities situated but 2—3 degrees farther north. For the sake of comparison, it will be of interest to look on Nares' list ¹⁾.

<i>Plsces</i>	10 species (at least)		
	(incl. 3 freshwater forms)		
<i>Crustacea</i>: Decapoda	9	"	(1 with?)
<i>Schizopoda</i>	1	"	
<i>Cumacea</i>	0	"	
<i>Isopoda</i>	5	"	
<i>Amphipoda</i>	12	"	

1) l. c., Vol. 2, Appendix.

<i>Pycnogonida</i>	2	species	
<i>Mollusca</i> : <i>Cephalopoda</i>	0	"	
<i>Gastropoda</i>	19	"	(1 with?)
<i>Lamellibranchiata</i>	16	"	(2 with?)
<i>Tunicata</i>	0	"	
<i>Brachiopoda</i>	1	"	
<i>Vermes</i>	23	"	
<i>Echinodermata</i> : <i>Crinoidea</i>	2	"	
<i>Asteroidea</i>	8	"	
<i>Ophiuridea</i>	8(7)	"	
<i>Echinoidea</i>	1	"	
<i>Holothurioidea</i>	1	"	
. Total 118 (110) species			

Other classes are also enumerated in Nares' list, but not having as yet the material of the corresponding groups separated, I cannot give, here, even provisorily, a paralel series. No doubt, the material brought home by Nares' expedition was the completest collection of marine fauna from Baffin Bay and Smith Sound or, perhaps, the only one. Since that time Greely's expedition is the only one that has visited those regions before Peary; Greely's and Peary's first expeditions did not bring home any valuable collections as no dredgings were carried out. I have thought it proper to publish even now this preliminary report to show how rich is the animal life in those waters, how little is known about the fauna and what a fertile field for further explorations in zoological respects these seas are which have hitherto been sounded so few times.

The material will be worked up by specialists as soon as possible and I hope then to be able to publish a full account of all forms obtained during the expedition.

Lund, Sweden, November 25th 1894.

Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht.

Von **Wilhelm Haacke**.

(Schluss.)

Meine Theorie der Inzestzucht lässt sich am besten an der Hand von Beispielen erläutern.

Wir gehen aus von einem aus nicht miteinander verwandten Stücken, deren jedes gleichfalls von nicht miteinander verwandten Eltern gezeugt ist, bestehendem Pärchen von Tieren erster Generation, dessen erstes Stück aus der Plasmenkombination ab besteht, während das zweite die Plasmenkombination cd enthält. Diese Tiere erzeugen

Keimzellen, die der Reduktionsteilung unterworfen sind. Es kann demnach eine von dem ersten Tiere erzeugte Keimzelle nach ihrer Reduktion entweder das Plasma a, oder das Plasma b enthalten, und eine reduzierte Keimzelle des zweiten Tieres kann entweder aus dem Plasma c, oder aus dem Plasma d bestehen. Wenn unsere beiden Tiere sich begatten, und wenn ihre reduzierten Keimzellen sich gegenseitig befruchten, so kann jede durch die Befruchtung entstandene Zelle aus einer der vier Plasmenkombinationen ac, ad, bc und bd bestehen. Mit anderen Worten: Die von dem ersten der beiden Tiere erzeugte und später reduzierte Keimzelle mit dem Plasma a kann sich entweder mit einer von dem zweiten Tier erzeugten Keimzelle mit dem Plasma c, oder auch mit einer solchen, die das Plasma d enthält, verbinden; ebenso kann sich eine von dem ersten Tiere erzeugte Keimzelle mit dem Plasma b entweder mit einer Keimzelle des zweiten Tieres, die aus dem Plasma c besteht, oder auch mit einer solchen aus dem Plasma d verbinden, woraus sich obige 4 Plasmenkombinationen ergeben.

Wir treiben nunmehr mit den von unserem Pärchen erzeugten Jungen Inzestzucht, wobei nach unseren Voraussetzungen folgende Fälle möglich sind: Ein Junges, das aus der Plasmenkombination ac besteht, kann sich mit einem Jungen, das eine der vier Plasmenkombinationen ac, ad, bc und bd enthält, verbinden. Ebenso kann sich ein aus der Plasmenkombination ad zusammengesetztes Junges mit einem Jungen, bestehend aus einer der vier Plasmenkombinationen ac, ad, bc und bd, geschlechtlich vereinigen. Dasselbe gilt von einem Jungen aus der Plasmenkombination bc und von einem solchen aus der Plasmenkombination bd. Suchen wir diese verschiedenen Möglichkeiten in etwas anderen Worten auszudrücken, so würden wir sagen: Ein Männchen, bestehend aus der Plasmenkombination ac, kann sich verbinden mit einem Weibchen, das die Plasmenkombination ac, oder ad, oder bc, oder bd enthält. Das Gleiche gilt von Männchen, welche die Plasmenkombinationen ad, beziehungsweise bc und bd, enthalten. Umgekehrt könnten wir auch sagen: Ein Weibchen, bestehend aus ac, verbindet sich mit einem Männchen aus ac, oder aus ad, oder aus bc, oder aus bd, und das Gleiche ist möglich bei Weibchen mit den Plasmakombinationen ad, oder bc, oder bd. Unter allen Umständen erhalten wir folgende 16 mögliche Kombinationen von Pärchen:

- | | | | |
|------------|------------|-------------|--------------|
| 1) ac + ac | 5) ad + ac | 9) bc + ac | 13) bd + ac |
| 2) ac + ad | 6) ad + ad | 10) bc + ad | 14) bd + ad |
| 3) ac + bc | 7) ad + bc | 11) bc + bc | 15) bd + bc |
| 4) ac + bd | 8) ad + bd | 12) bc + bd | 16) bd + bd. |

Wir dürfen zum Zwecke unserer Berechnungen annehmen, dass tatsächlich 16 Pärchen erzeugt worden sind. Im einzelnen Falle wird

zwar die Anzahl der Jungen und das Verhältnis der Geschlechter sehr von unserer Annahme abweichen; allein für unsere Rechnung macht das keinen Unterschied; jeder der obigen 16 Fälle ist unter allen Umständen möglich.

Mit den Nachkommen unserer 16 möglichen Pärchen treiben wir nun im Geiste wieder Inzestzucht, d. h. wir paaren in Gedanken die Jungen jedes Pärchens untereinander. Um uns die Uebersicht über die möglichen Ergebnisse dieser Inzestzucht zu erleichtern, wollen wir uns unsere 16 Pärchen einmal genauer auf ihre Zusammensetzung ansehen. Da finden wir nun, dass das erste Pärchen sowohl im Männchen als auch im Weibchen dieselbe Plasmenkombination aufweist, nämlich die Kombination ac. Die Plasmenkombination, die in dem Pärchen repräsentiert ist, zeigt also einen besonderen Typus, den Typus $12 + 12 = 21 + 21^1$), wodurch wir andeuten wollen, dass die Plasmenkombination im Männchen mit der im Weibchen identisch ist. Wir können anstatt $12 + 12$ ebensogut $21 + 21$ setzen, weil bei der Reduktionsteilung der Keimzellen, die von den beiden Tieren unseres Pärchens erzeugt werden, sowohl das Plasma 1 als auch das Plasma 2 in der reduzierten Keimzelle zurückbleiben kann. Den Typus $12 + 12 = 21 + 21$ wollen wir als Typus V bezeichnen. (Die Typen I—IV werden wir später kennen lernen.)

Jetzt untersuchen wir, wie viele Pärchen von dem Typus V unter unseren 16 möglichen Fällen enthalten sind. Ein Blick auf die Liste unserer 16 möglichen Pärchen ergibt, dass wir 4 Pärchen von der Zusammensetzung des Typus V haben, nämlich die Pärchen $ac + ac$, $ad + ad$, $bc + bc$ und $bd + bd$. Wenn wir also mit den 16 möglichen Pärchen, die wir der Rechnung halber als sämtlich vorhanden annehmen, weitere Inzestzucht treiben, so haben wir unter diesen 16 Pärchen 4 Fälle zu berücksichtigen, wo das Männchen aus derselben Plasmenkombination besteht wie das Weibchen, und diese 4 Fälle repräsentieren unseren Typus V.

Es sind aber noch zwei andere Typen unter unseren 16 Pärchen repräsentiert.

Betrachten wir das zweite dieser Pärchen, $ac + ad$, so finden wir, dass sowohl Männchen als auch Weibchen dieses Pärchens das Plasma a enthalten. Dagegen ist im Männchen ein anderes Plasma mit a verbunden als im Weibchen, im Männchen c, und im Weibchen d. Der Typus, der durch diese Zusammensetzung repräsentiert wird, kann mit $12 + 13 = 21 + 13 = 21 + 31 = 31 + 21$ u. s. w. bezeichnet werden. Untersuchen wir, wieviel Pärchen von diesem Typus unter unseren 16 möglichen Pärchen vorhanden sind, so finden wir, dass 8 Pärchen, nämlich die Pärchen $ac + ad$, $ac + bc$, $ad + ac$, $ad + bd$,

1) $12 + 12 = 21 + 21$ ist auszusprechen: eins-zwei plus eins-zwei gleich zwei-eins plus zwei-eins.

bc + ac, bc + bd, bd + ad und bd + bc nach diesem Typus zusammengesetzt sind; diese Pärchen finden wir unter den Nummern 2, 3, 5, 8, 9, 12, 14 und 15. Der Typus, der durch diese Pärchen repräsentiert wird, mag als Typus VI bezeichnet werden. Vom Typus VI haben wir also 8 Pärchen, mit denen wir die Inzestzucht weiter treiben können.

Es ist aber noch ein dritter Typus unter unseren 16 Pärchen vertreten, und zwar 4mal, nämlich der Typus $12 + 34 = 43 + 21 = 21 + 43$ u. s. w. Diesen wollen wir als Typus VII bezeichnen; nach ihm sind die Pärchen ac + bd, ad + bc, bc + ad und bd + ac zusammengesetzt, die wir in der Liste der 16 Pärchen mit den Nummern 4, 7, 10 und 13 bezeichnet haben.

Wir erhalten also unter unsern 16 möglichen Pärchen im ganzen 4 Pärchen vom Typus V, 4 Pärchen vom Typus VI und 4 Pärchen vom Typus VII. Die erste Generation unserer Tiere erzeugt mit andern Worten solche Nachkommen, die bei der Inzestzucht Pärchen von den Typen V, VI und VII ermöglichen.

Mit den 16 möglichen Pärchen der zweiten Generation setzen wir also die Inzestzucht fort.

Betrachten wir zunächst die Pärchen vom Typus V, von denen wir als Beispiel das Pärchen ac + ac herausgreifen wollen, so sehen wir ohne weiteres, dass sowohl von dem Männchen als auch von dem Weibchen dieses Pärchens Keimzellen erzeugt werden können, die nach ihrer Reduktion entweder aus dem Plasma a oder aus dem Plasma c bestehen. Sowohl die von dem Weibchen erzeugten Eier können nach erfolgter Reduktionsteilung das Plasma a oder das Plasma c enthalten, als auch die von dem Männchen erzeugten Spermatozoen. Die von unserem Pärchen erzeugten Jungen können also bestehen aus den Plasmenkombinationen aa, oder ac, oder ca, oder cc, d. h. in ein Ei, bestehend aus dem Plasma a, kann entweder ein Spermatozoon aus dem Plasma a oder ein Spermatozoon aus dem Plasma c eindringen, und in ein Ei bestehend aus dem Plasma c kann auch entweder ein Spermatozoon aus a oder ein Spermatozoon aus c eindringen. Wenn wir nun mit den Jungen, deren jedes aus einer der 4 Plasmenkombinationen aa, ac, ca, cc bestehen kann, wieder Inzestzucht treiben, und wenn wir wieder annehmen, dass genug Junge vorhanden sind, um alle möglichen Pärchen zu bilden, eine Annahme, die ja der Rechnung wegen erlaubt ist, so erhalten wir 16 Fälle, nämlich die 16 möglichen Pärchen:

- | | | | |
|------------|------------|-------------|-------------|
| 1) aa + aa | 5) ac + aa | 9) ca + aa | 13) cc + aa |
| 2) aa + ac | 6) ac + ac | 10) ca + ac | 14) cc + ac |
| 3) aa + ca | 7) ac + ca | 11) ca + ca | 15) cc + ca |
| 4) aa + cc | 8) ac + cc | 12) ca + cc | 16) cc + cc |

Diese Fälle würden sich durch Worte wie folgt ausdrücken lassen:

Ein Männchen bestehend aus dem Plasma aa, paart sich mit einem Weibchen aus aa, oder aus ac, oder aus ca, oder aus cc. Ebenso kann sich ein Männchen aus dem Plasma ac mit 4 verschiedenen Weibchen paaren, da jedes Weibchen eine der 4 aufgezählten Plasmakombinationen haben kann. Dasselbe ist mit einem Männchen aus ca und mit einem Männchen aus cc möglich. Wir könnten auch umgekehrt sagen: Es kann sich ein Weibchen, bestehend aus aa, oder aus ac, oder aus ca, oder aus cc mit einem Männchen, bestehend aus aa, oder aus ac, oder aus ca, oder aus cc, verbinden. Untersuchen wir nun unsere 16 möglichen Pärchen in Bezug auf die Typen der Plasmakombinationen, die sie repräsentieren, so finden wir, dass wir nach einem Typus den wir durch $11 + 11$ ausdrücken können und als Typus I bezeichnen wollen, 2 Pärchen haben, nämlich die Pärchen $aa + aa$ und $cc + cc$. Nach einem anderen Typus, der sich durch die Formel $11 + 12 = 12 + 11$ u. s. w. ausdrücken lässt und als Typus II bezeichnet werden soll, haben wir 8 Pärchen, nämlich $aa + ac$, $aa + ca$, $ac + aa$, $ac + cc$, $ca + aa$, $ca + cc$, $cc + ac$ und $cc + ca$. Außerdem ist noch ein Typus, der durch die Formel $11 + 22 = 22 + 11$ ausgedrückt wird und als Typus III bezeichnet werden soll, unter unseren 16 möglichen Pärchen repräsentiert, nämlich durch die beiden Pärchen $aa + cc$ und $cc + aa$. Endlich ist auch der vorher von uns als Typus V bezeichnete Typus, und zwar 4mal, vertreten, nämlich durch die Pärchen $ac + ac$, $ac + ca$, $ca + ac$, $ca + ca$.

Unter dem Pärchen der zweiten Generation erzeugt also jedes nach dem Typus V zusammengesetzte Pärchen 2 Pärchen vom Typus I, 8 Pärchen vom Typus II, 2 Pärchen vom Typus III und 4 Pärchen vom Typus V. Da nun der Typus V unter den Pärchen der zweiten Generation 4mal vertreten ist, so erhalten wir in der dritten Generation 8 Pärchen vom Typus I, 32 Pärchen vom Typus II, 8 Pärchen vom Typus III und 16 Pärchen vom Typus V.

Untersuchen wir nunmehr, welche Typen unter den von den Pärchen vom Typus VI der zweiten Generation erzeugten Pärchen vertreten sein können, so ergibt sich das Folgende: Als Beispiel für den Typus VI mag das Pärchen $ac + ad$ gelten. Von diesem Pärchen können Junge erzeugt werden, bestehend aus den Plasmakombinationen aa, oder ad, oder ca, oder cd, wie jeder, der mir bisher gefolgt ist, leicht einsehen wird. Wer sich in den hier entwickelten Gedankengang hineingelesen hat, wird auch verstehen, dass diese Jungen, wenn sie in genügender Anzahl vorhanden sind und wieder unter einander gepaart werden, folgende mögliche Pärchen ergeben:

- | | | | |
|--------------|--------------|---------------|---------------|
| 1) $aa + aa$ | 5) $ad + aa$ | 9) $ca + aa$ | 13) $cd + aa$ |
| 2) $aa + ad$ | 6) $ad + ad$ | 10) $ca + ad$ | 14) $cd + ad$ |
| 3) $aa + ca$ | 7) $ad + ca$ | 11) $ca + ca$ | 15) $cd + ca$ |
| 4) $aa + cd$ | 8) $ad + cd$ | 12) $ca + cd$ | 16) $cd + cd$ |

Betrachten wir die Zusammensetzung dieser Pärchen, so finden wir, dass wir darunter 1 Pärchen vom Typus I, 4 Pärchen vom Typus II, 3 Pärchen vom Typus V und 6 Pärchen vom Typus VI haben. Außerdem aber haben wir noch 2 Pärchen von einem Typus, der durch die Formel $11 + 23 = 23 + 11$ u. s. w. ausgedrückt wird, und den wir als Typus IV bezeichnen wollen. Es sind dies die beiden Pärchen $aa + ed$ und $ed + aa$. Wir haben also im ganzen 1 Pärchen vom Typus I, 4 Pärchen vom Typus II, 2 Pärchen vom Typus IV, 3 Pärchen vom Typus V und 6 Pärchen vom Typus VI. Da nun der Typus VI unter den Pärchen der zweiten Generation 8mal vertreten ist, so erhalten wir in der dritten Generation als Nachkommen der Pärchen zweiter Generation, die nach dem Typus VI zusammengesetzt sind, im ganzen 8 Pärchen vom Typus I, 32 Pärchen vom Typus II, 16 Pärchen vom Typus IV, 24 Pärchen vom Typus V und 48 Pärchen vom Typus VI.

Als Beispiel der Pärchen vom Typus VII der zweiten Generation greifen wir das Pärchen $ae + bd$ heraus. Von ihm erhalten wir Junge nach den Zusammensetzungen ab , ad , eb und ed . Treiben wir mit diesen Jungen Inzestzucht so können aus den daraus hervorgehenden Individuen folgende 16 mögliche Pärchen gebildet werden:

- | | | | |
|--------------|--------------|---------------|---------------|
| 1) $ab + ab$ | 5) $ad + ab$ | 9) $eb + ab$ | 13) $ed + ab$ |
| 2) $ab + ad$ | 6) $ad + ad$ | 10) $eb + ad$ | 14) $ed + ad$ |
| 3) $ab + eb$ | 7) $ad + eb$ | 11) $eb + eb$ | 15) $ed + eb$ |
| 4) $ab + ed$ | 8) $ad + ed$ | 12) $eb + ed$ | 16) $ed + ed$ |

Unter diesen 16 Pärchen sind 4 vom Typus V, 8 vom Typus VI, und 4 vom Typus VII. Unter den Pärchen der zweiten Generation ist der Typus VII aber 4mal vertreten; deshalb erzeugen die nach diesem Typus zusammengesetzten Pärchen der zweiten Generation im ganzen 16 Pärchen vom Typus V, 32 Pärchen vom Typus VI und 16 Pärchen vom Typus VII.

Zählen wir sämtliche Pärchen der dritten Generation zusammen, so erhalten wir 16 Pärchen vom Typus I, 64 vom Typus II, 8 vom Typus III, 16 vom Typus IV, 56 vom Typus V, 80 vom Typus VI und 16 vom Typus VII, im ganzen 256 Pärchen. Wenn wir, wie wir der Berechnung wegen thun müssen, annehmen, dass jedes Pärchen 16 neue Pärchen erzeugt, so erhalten wir eben, wenn wir in der ersten Generation 1 Pärchen haben, in der zweiten 16 und in der dritten 16^2 . Da diese letztere Zahl mit unserer Summe von 256 Pärchen übereinstimmt, so ist damit die Probe auf die Richtigkeit unserer Rechnung gemacht.

Treiben wir nunmehr mit den 256 Pärchen der dritten Generation Inzestzucht, indem wir immer Bruder und Schwester miteinander paaren, so müssen wir folgendes erhalten.

Der Typus I, der nach dem Schema $11 + 11$ zusammengesetzt ist, ist in der dritten Generation 16mal vorhanden; da jedes dieser

Pärchen 16 Pärchen erzeugt, die, wie leicht zu begreifen, sämtlich nach dem Typus I zusammengesetzt sind, so erhalten wir als Nachkommen der Pärchen vom Typus I der dritten Generation 256 Pärchen vom Typus I der vierten Generation.

Den Typus II, der nach dem Schema $11 + 12 = 12 + 11$ u. s. w. zusammengesetzt ist lassen wir durch das Pärchen $aa + ac$ repräsentiert sein. Dieses Pärchen erzeugt Junge mit der Zusammensetzung aa und solche mit der Kombination ac , d. h. das erste Plasma a des einen Geschlechts kann sich sowohl mit dem Plasma a als auch mit dem Plasma c des anderen Geschlechts vereinigen, und dasselbe gilt von dem zweiten Plasma a des einen Geschlechts. Die 16 möglichen Pärchen, die wir durch Inzestzucht mit den betreffenden Jungen erhalten, sind die folgenden:

- | | | | |
|--------------|--------------|---------------|---------------|
| 1) $aa + aa$ | 5) $ac + aa$ | 9) $aa + aa$ | 13) $ac + aa$ |
| 2) $aa + ac$ | 6) $ac + ac$ | 10) $aa + ac$ | 14) $ac + ac$ |
| 3) $aa + aa$ | 7) $ac + aa$ | 11) $aa + aa$ | 15) $ac + aa$ |
| 4) $aa + ac$ | 8) $ac + ac$ | 12) $aa + ac$ | 16) $ac + ac$ |

Unter diesen 16 Pärchen ist der Typus I 4mal, der Typus II 8mal und der Typus V 4mal vertreten. Da nun Typus II unter den Pärchen der dritten Generation 64mal vorhanden ist, so erhalten wir von den nach Typus II zusammengesetzten Pärchen der dritten Generation in der vierten 256 Pärchen vom Typus I, 512 Pärchen vom Typus II und 256 Pärchen vom Typus V.

Die Pärchen vom Typus III in der dritten Generation, die nach dem Schema $11 + 22$ zusammengesetzt sind, wofür als Beispiel $aa + cc$ herausgegriffen werden mag, erzeugen Junge mit den 4 möglichen Plasmazusammensetzungen ac , ac , ac und ac ; denn es kann sich sowohl das erste als auch das zweite Plasma a des einen Geschlechts sowohl mit dem ersten als auch mit dem zweiten Plasma c des anderen Geschlechts verbinden. Wir erhalten also 16 mögliche Pärchen, die alle die Zusammensetzung $ac + ac$ haben. Den betreffenden Typus, $12 + 12$, haben wir mit V bezeichnet. Wir erhalten also, von einem Pärchen des Typus III der dritten Generation 16 Pärchen vom Typus V der vierten Generation. Da Typus III in der dritten Generation 8mal vorhanden war, so erhalten wir von den nach Typus III zusammengesetzten Pärchen der dritten Generation $8 \cdot 16 = 128$ Pärchen.

Die nach dem Typus IV zusammengesetzten Pärchen der dritten Generation, für welche das Schema $11 + 23$ gilt, lassen wir durch das Pärchen $aa + cd$ als Beispiel vertreten sein. Die Jungen dieses Pärchens müssen die Zusammensetzungen ac , ad , ac und ad aufweisen; denn jedes der beiden Plasmen des Individuums, das aus aa besteht, kann sich mit jedem der beiden Plasmen des Individuums, das aus cd besteht, verbinden. Diese Jungen geben, miteinander gepaart, folgende 16 mögliche Pärchen:

- | | | | |
|------------|------------|-------------|--------------|
| 1) ac + ac | 5) ad + ac | 9) ac + ac | 13) ad + ac |
| 2) ac + ad | 6) ad + ad | 10) ac + ad | 14) ad + ad |
| 3) ac + ac | 7) ad + ac | 11) ac + ac | 15) ad + ac |
| 4) ac + ad | 8) ad + ad | 12) ac + ad | 16) ad + ad. |

Unter diesen ist der Typus V 8mal, und ebenso der Typus VI 8mal vertreten. Typus IV ist aber unter den Pärchen der dritten Generation 16mal vorhanden. Demnach zeugen die nach diesem Typus zusammengesetzten Pärchen der dritten Generation $8 \cdot 16 = 128$ Pärchen vierter Generation vom Typus V, und $8 \cdot 16 = 128$ Pärchen vierter Generation vom Typus VI.

Jedes Pärchen, das nach dem Typus V zusammengesetzt ist, giebt, wie weiter oben nachgewiesen worden ist, 2 Pärchen vom Typus I, 8 vom Typus II, 2 vom Typus III und 4 vom Typus V. Da nun unter den Pärchen der dritten Generation 56 vom Typus V vorhanden sind, so erhalten wir in der vierten Generation $2 \cdot 56 = 112$ Pärchen vom Typus I, $8 \cdot 56 = 448$ vom Pärchen Typus II, $2 \cdot 56 = 112$ Pärchen vom Typus III und $4 \cdot 56 = 224$ Pärchen vom Typus V.

Der Typus VI muss, wie wir früher gesehen haben, 1 Pärchen vom Typus I, 4 Pärchen vom Typus II, 2 Pärchen vom Typus IV, 3 Pärchen vom Typus V und 6 Pärchen vom Typus VI erzeugen. Typus VI ist unter den Pärchen der dritten Generation 80mal vertreten. Diese 80 Pärchen erzeugen demnach $1 \cdot 80 = 80$ Pärchen vom Typus I, $4 \cdot 80 = 320$ Pärchen vom Typus II, $2 \cdot 80 = 160$ Pärchen vom Typus IV, $3 \cdot 80 = 240$ Pärchen vom Typus V und $6 \cdot 80 = 480$ Pärchen vom Typus VI.

Jedes Pärchen vom Typus VII erzeugt, wie wir gefunden haben, 4 Pärchen vom Typus V, 8 Pärchen vom Typus VI und 4 Pärchen vom Typus VII. Da Typus VII unter den Pärchen der dritten Generation 16mal vertreten ist, so erzeugen diese 16 Pärchen im ganzen $4 \cdot 16 = 64$ Pärchen vom Typus V, $8 \cdot 16 = 128$ Pärchen vom Typus VI und $4 \cdot 16 = 64$ Pärchen vom Typus VII.

Insgesamt haben wir unter den Pärchen der vierten Generation, wie eine Summierung der den einzelnen Typen angehörenden Pärchen ergibt, 704 Pärchen vom Typus I, 1280 vom Typus II, 112 vom Typus III, 160 vom Typus IV, 1040 vom Typus V, 736 vom Typus VI und 64 vom Typus VII, zusammen 4096 Pärchen. Wir hatten in der dritten Generation 16^2 Pärchen, und da wir jedes dieser Pärchen 16 neue Pärchen erzeugen lassen, so müssen wir in der vierten Generation 16^3 Pärchen bekommen; da nun 16^3 mit der von uns durch Einzelberechnung gefundenen Summe 4096 übereinstimmt, so haben wir wiederum die Probe auf die Richtigkeit unserer Berechnung gemacht.

In der fünften Generation erhalten wir, wie ich jetzt wohl nicht weiter im einzelnen nachzuweisen brauche, 19200 Pärchen vom Typus I, 21504 Pärchen vom Typus II, 2080 vom Typus III, 1472 vom Typus IV,

1000 vom Typus I, 2000 vom Typus II und 100 vom Typus VII, zusammen 16⁴ Pärchen.

In der sechsten Generation sind vorhanden: 429056 Pärchen vom Typus I, 315392 vom Typus II, 29632 vom Typus III, 12416 vom Typus IV, 209984 vom Typus V, 51072 vom Typus VI und 1024 vom Typus VII, zusammen 16⁵ Pärchen.

Tabelle A.

(Anzahl der Pärchen in den verschiedenen Typen von Plasmenkombinationen.)

Gene- ration:	Typen						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
	(11 + 11)	(11 + 12)	(11 + 22)	(11 + 23)	(12 + 12)	(12 + 13)	(12 + 34)
1							1
2					4	8	4
3	16	64	8	16	56	80	16
4	704	1280	112	160	1040	736	64
5	19200	21504	2080	1472	14816	6208	256
6	429056	315392	29632	12416	209984	51072	1024

Die obenstehende Tabelle A zeigt, wie oft die einzelnen Typen in jeder Generation vertreten sind, und ferner, dass die Anzahl der Pärchen vom Typus I bei weitem am stärksten, die der Pärchen vom Typus VII bei weitem am schwächsten zugenommen hat. Da nun die Pärchen vom Typus I sowohl im Männchen als auch im Weibchen aus identischen Plasmen zusammengesetzt sind, und da bei Typus I die Plasmen des Männchens denen des Weibchens gleich sind, während die Pärchen vom Typus VII aus 4 verschiedenen Plasmen zusammengesetzt sind, so lehrt uns unsere Tabelle, dass namentlich die Anzahl derjenigen Pärchen, die aus identischen Plasmen bestehen, groß geworden ist, dass dagegen diejenigen Pärchen am wenigsten zahlreich sind, in denen die Plasmen noch alle verschieden sind. Dazwischen gibt es solche Pärchen, bei denen zwar Männchen und Weibchen nicht die gleiche Zusammensetzung haben, aber doch so kombiniert sind, dass darunter viele Tiere die aus identischen Plasmen bestehen, vorkommen. Wir haben in der sechsten Generation, wie eine einfache Berechnung (siehe Tabelle B) ergibt, im Ganzen 1245184 Tiere, die aus identischen Plasmen, und nur 851968 Tiere, die aus nicht identischen Plasmen bestehen. Da nun nach unserer Theorie die ersteren die schädigenden Folgen der Inzestzucht zur Schau tragen müssen, die anderen aber nicht, und da die Anzahl der aus identischen Plasmen bestehenden Tiere, wie Tabelle B ebenfalls zeigt, viel rascher zunimmt als die der übrigen, so erklärt es sich, warum namentlich fortgesetzte

Inzestzucht schädigend wirken muss. Es erklären sich auch die vielen scheinbaren Unregelmäßigkeiten, die man beobachtet, wenn man Tiere Generationen hindurch in Inzestzucht züchtet, indem man immer Geschwister miteinander paart. Es sind, falls das Stammpärchen und seine vier Erzeuger nicht unter einander verwandt waren, ja keineswegs sämtliche durch Inzestzucht erzeugten Tiere aus identischen Plasmen zusammengesetzt, und nur diejenigen, die aus identischen Plasmen bestehen, können die Folgen der Inzestzucht zeigen, die übrigen aber natürlich nicht.

Tabelle B.

(Anzahl der Individuen, die aus identischen, bzw. aus nicht identischen Plasmen bestehen.)

	Individuen aus identischen Plasmen	Individuen aus nicht identischen Plasmen	Verhältnis der ersteren zu den letzteren
1. Generation	0	2	0 : 2
2. "	0	32	0 : 32
3. "	128	384	1 : 3
4. "	3072	5120	1 : 1,666 ...
5. "	65536	65536	1 : 1
6. "	1245184	851968	1,4... : 1

Nach meiner Gemmarientheorie hat die Befruchtung Festigung des Gefüges zur Folge, weil sie die Verbindung verschiedener Plasmen nicht nur ermöglicht, sondern in den meisten Fällen auch sichert. Bei Inzestzucht fällt aber dieser Vorteil der Befruchtung bis zu einem gewissen Grade fort. Inzestzucht begünstigt die Verbindung identischer Plasmen. Diese Verbindung ist nach der Gemmarienlehre eine schädliche, weil identische Gemmarien nicht so aufeinander einwirken können, dass eine Ausgleichung und Gefügefestigung zu Stande kommt. Da die Gemmen, aus denen die Gemmarien aufgebaut sind, sich bei Inzestzucht nicht so gegeneinander verschieben können, dass das Gefüge der Gemmarien, das in jedem Individuum während des Lebens gelockert worden ist, wieder fester wird, so liegt die Notwendigkeit, dass Inzestzucht schädlich ist, für jeden, der sich mit der Gemmarienlehre befreundet hat, auf der Hand.

Man wird nun sagen, weil nach der Gemmarienlehre eine Ausgleichung des Gefüges zweier verschiedener Gemmarien, die miteinander in Berührung kommen, herbeigeführt würde, müsste meine Theorie hinfällig werden; wir müssten schon in der zweiten Generation, ebenso wie in allen folgenden, Tiere haben mit lauter identischen Gemmarien. Die Tiere der zweiten Generation könnten sich in Bezug

auf ihre Gefügesteigkeit nicht von denen der folgenden Generationen unterscheiden. Dieser Einwand ist indessen nicht völlig gerechtfertigt; denn es ist, wie ich schon oben betont habe, nicht anzunehmen, dass aufeinander einwirkende Gemmarien verschiedenen Gefüges ohne Weiteres vollständig einander gleich werden. In der That zeigen auch Züchtungsversuche, dass die Plasmen, die durch die Befruchtung in Berührung miteinander gebracht werden, zwar einander immer ähnlicher, aber nicht ohne weiteres identisch werden. Indessen ist es allerdings eine strenge Folgerung aus der Gemmarienlehre, dass die Uebereinstimmung der verschiedenen Plasmen eine immer größere wird, und vielleicht sind Tiere, die aus identischen Plasmen bestehen, deshalb nicht fortpflanzungsfähig, weil die Reduktionsteilung der Keimzellen nicht stattfinden kann und deshalb zu viele Chromosomen im Ei bleiben. Denn ein Ei, das aus zwei identischen Plasmen zusammengesetzt ist, besteht in Wirklichkeit nur aus einem einzigen Plasma, weshalb zu einer Reduktionsteilung keine Veranlassung gegeben ist. Die Reduktionsteilung denke ich mir eben dadurch ermöglicht, dass die zwei bei der Befruchtung zusammenkommenden Plasmen, die sich zwar etwas ähnlicher, aber nicht völlig identisch geworden sind, sich wieder zu trennen trachten, sobald die Keimzellenmutterzellen einigermaßen selbständig geworden sind und dadurch die Fähigkeit erhalten haben, sich zu entmischen. Die Entmischung stelle ich mir in ähnlicher Weise vor wie die Scheidung von Oel und Wasser in einem Gemenge, das man durch Durcheinanderschütteln beider Substanzen erhalten hat. Diese Entmischung der Plasmen in den Keimzellen war aber nicht möglich, ehe die Keimzellen einigermaßen selbständig geworden waren.

Aus der hier vorgetragenen Theorie der Inzestzucht erklären sich die Thatsachen, die man bei der Inzestzucht beobachtet hat, mit Leichtigkeit, während Weismann's Amphimixislehre, der zufolge jedes Keimplasma aus zahlreichen verschiedenen Iden zusammengesetzt ist, nicht zu erklären vermag, weshalb Inzestzucht so bald zur Degeneration führt. Aus unserer Theorie erklärt es sich auch, warum keineswegs alle auf dem Wege der Inzestzucht entstandenen Tiere minder widerstandsfähig sind als aus der Paarung nicht blutsverwandter Tiere hervorgegangene Individuen, denn echte Inzesttiere sind in Wirklichkeit nur die, welche durch Verbindung identischer Plasmen entstehen. Die Gemmarienlehre gibt somit auch den Schlüssel des Verständnisses für eine ganze Reihe von Beobachtungen, die seitens der Tier- und Pflanzenzüchter gemacht worden sind.

Haben uns die obigen Betrachtungen gezeigt, dass bei fortgesetzter Inzestzucht immer mehr Individuen, die aus identischen Plasmen bestehen, erzeugt werden müssen, und bestätigten die Erfahrungen der Züchter unsere theoretischen Deduktionen, so lehren uns umgekehrt die Thatsachen, dass die geschlechtliche Verbindung voneinander ab-

weichender Individuen, vorausgesetzt, dass deren Unterschiede keine allzugroßen sind, ausnahmslos von wohlthätigen, d. h. von festigenden, die Konstitution der Nachkommen verbessernden Folgen begleitet ist. Ich brauche hier nur auf die zahllosen Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter hinzuweisen und will aus meiner eigenen Erfahrung nur eine einzige anführen. Kreuzte ich weiße Mäuse mit japanischen schwarz- und weißgefleckten Tanzmäusen, also Rassen, die beide ein in hohem Grade labiles Plasmagefüge haben, d. h. außerordentlich widerstandslos gegen Krankheitserreger sind, so erhielt ich schwarze oder graue einfarbige Mäuse, die nicht tanzten, und in ihrem Benehmen sowie in ihrer großen Widerstandsfähigkeit der wilden Hausmaus glichen.

Die allgemein bekannte Thatsache, dass geschlechtliche Vermischung zweier nicht allzu verschiedener, aber sich auch nicht allzu nahe stehender Individuen festigend auf die konstitutionelle Widerstandskraft der Nachkommen gegen verderbliche äußere Einflüsse und fördernd auf die Fruchtbarkeit wirkt, lässt sich in keiner Weise mit Weismann's Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung vereinigen, sondern sie spricht lediglich für die Richtigkeit der meinigen. Nach Weismann ist, wie wir gesehen haben, die geschlechtliche Fortpflanzung nur indirekt von Nutzen. Allein die Thatsachen zeigen, dass die Nachkommenschaft unmittelbar durch die Vermischung etwas von einander verschiedener Plasmen gekräftigt wird. Die gute Wirkung der Kreuzung kommt bei allen Individuen ohne Ausnahme unmittelbar zustande, eine Thatsache, die Weismann in seinem Werk über „Das Keimplasma“ nicht beachtet hat, und die sich durch seine Theorie in keiner Weise erklären lässt, während sie mit der Gemmarienlehre durchaus im Einklang steht.

Ich bin zu der Niederschrift meiner Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht gelangt, ohne Kenntnis gehabt zu haben von dem von dem geistvollen Zoologen Haseke in Prag gehaltenen Vortrag „Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung“ (Prager Medizin. Wochenschrift. 1887 (?) Nr. 46). Haseke erblickt in der geschlechtlichen Fortpflanzung eine „Korrektur schädlicher Variabilität“, eine „Korrektur gegen die erbliche Wirkung einseitiger Lebensbedingungen“. „Die Verschiedenheit der Individuen“, sagt er, „ist auf die äußeren Einflüsse (Lebensbedingungen) zurückzuführen, die auf den Organismus wirken. Die Variabilität kann die Eigenschaften eines Organismus in verschiedenster Weise betreffen. Die Eigenschaften desselben können in günstiger Weise verändert werden, derartig, dass die Individuen dadurch im Kampf ums Dasein anderen Individuen gegenüber im Vorteil sind. Die Veränderung kann vielleicht auch gleichgiltige Charaktere betreffen, also weder nützlich noch schädlich sein. Es kann aber auch der Fall

vorkommen, dass eine schädliche Veränderung eintritt, ja es können vitale Eigentümlichkeiten d. h. solche, welche für wichtige Lebensprozesse des Organismus notwendig sind, in schädlicher Weise betroffen werden; wir werden da von einer erblichen (konstitutionellen) Erkrankung des Organismus sprechen. Betrachten wir den angenommenen Fall, dass ein Organismus an einer bestimmten Oertlichkeit lebe, welche im Allgemeinen günstige Lebensbedingungen für denselben bietet und nur in Bezug auf eine einzige Eigentümlichkeit des Organismus eine erbliche Veränderung (Variabilität) in schädlichem Sinne bewirkt; und nehmen wir ferner an, dass dieser Organismus sich nur ungeschlechtlich fortpflanzt. Da die schädigende Ursache fortwährend einwirkt, so wird die ungünstige Veränderung oder erbliche Erkrankung durch Vererbung gehäuft, endlich zum Aussterben der Abkömmlinge dieses Organismus führen, vorausgesetzt, dass eine Aenderung der Lebensbedingungen nicht eintritt. Anders ist es aber, wenn von Zeit zu Zeit eine Kreuzung mit Individuen aus anderen Generationen, die gleichsam andere stammesgeschichtliche Erlebnisse erfahren haben und daher in einem gewissen Grade verschieden sind, stattfindet. Es wird mit der Vermischung der beiderseitigen Eigentümlichkeiten in vielen Fällen auch eine Korrektur der schädlichen Veränderungen eintreten. Wenn auch jene anderen Organismen nicht vorzüglicher sind, wenn nur ihre Fehler in anderer Richtung liegen, so ist der Effekt der Kreuzung eine Verbesserung. Wir können demnach die geschlechtliche Fortpflanzung als eine Korrektur schädlicher Variabilität (erblicher Erkrankung) betrachten.“

Mit diesen Ausführungen Hatschek's sind wir nach allem Obigen einverstanden. Aber eben deswegen müssen wir, was Hatschek nicht thut, eine Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen. Hatschek steht auf dem Standpunkt, den Weismann neuerdings in seinem Werke über „Das Keimplasma“ eingenommen hat, denn er sagt: „Schon Darwin hat hervorgehoben, dass die Lebensbedingungen in zweierlei Weise auf den Organismus verändernd wirken können, entweder direkt — das ist auf den ganzen Organismus oder seine Teile —, oder indirekt — das ist auf die Fortpflanzungsorgane. Die letztere Wirkung tritt für unsere Beobachtung erst als Veränderung der Nachkommen in Erscheinung. Diese indirekten Veränderungen nun, die in der größten Mannigfaltigkeit auftreten, sind nach unserer Ansicht die weiter vererbaren und fallen somit in den Begriff der Variabilität.“

Hatschek meint zwar, dass er sich „zu den neuesten Anschauungen Weismann's, der den äußeren Einflüssen überhaupt gar keine Wirkung auf die erbliche Abänderung der Organismen zustehen“ wolle, im Gegensatz befinde; das galt aber nur für diejenigen Anschauungen Weismann's, die im Jahre 1887 die „neuesten“ waren.

Für die allerneuesten Anschauungen Weismann's, soweit sie mir bekannt geworden, d. h. publiziert sind, gilt es nicht. Weismann nahm vielmehr später gleich Hatschek an, dass das Keimplasma allerdings durch äußere Einflüsse verändert werde, und blastogene, im Keimplasma entstandene Veränderungen sind nach Weismann erblich. Diese Hatschek-Weismann'sche Anschauung verträgt sich aber nicht mit der Theorie der natürlichen Zuchtwahl, wie sie von Darwin aufgestellt und von Weismann zur „Allmacht“ erhoben worden ist. Wenn die Keimzellen eines Individuums in dieser, die eines andern in jener Richtung abgeändert sind, eine Annahme, die wir ja gleichfalls machen, so muss es allerdings zu einer „Korrektur der Variabilität“ kommen, aber der guten ebenso wohl wie der schädlichen. Von der Fortzucht einer bestimmten Einrichtung durch den Kampf ums Dasein kann dann keine Rede mehr sein, man müsste denn annehmen, dass nur die Individuen dem Kampf ums Dasein gewachsen sind, die durch die Verbindung in gleicher Richtung abgeänderter Keimzellen entstanden sind. Das ist aber gerade eine Annahme, die Hatschek nicht macht. Die geschlechtliche Fortpflanzung würde ja auch dann keinen Zweck haben; dann würde es gleichgiltig sein, ob die Fortpflanzung eine geschlechtliche oder eine ungeschlechtliche ist. Die geschlechtliche Fortpflanzung nivelliert, gleicht Verschiedenheiten aus, erzeugt zwar festere Konstitution als ungeschlechtliche Fortpflanzung, verhindert es aber, dass sich ein Organ in bestimmter Richtung anpasst, falls dieses Organ nicht direkt bei beiden Gatten eines Paares umgebildet, und falls die dadurch entstandene Veränderung nicht vererbt wird. Wenn man die geschlechtliche Fortpflanzung als Korrektur der Variabilität betrachtet, so kommt man um die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften nicht herum; das möchte ich dem von mir hochgeschätzten Prager Zoologen zu bedenken geben.

Die Mischung verschiedener Plasmen hat nicht immer günstige Wirkungen zur Folge. Wenn zwei Tiere oder zwei Pflanzen verschiedener Arten oder sehr verschiedener Rassen einer Art sich miteinander verbinden, so tritt zwar nicht in allen, aber doch in vielen, wohl in den meisten Fällen bei den Nachkommen Unfruchtbarkeit ein. Ein allbekanntes Beispiel dafür ist das Produkt der Kreuzung von Pferd und Esel, das nur in den allerseltensten Fällen fruchtbar ist. Bekannt sind auch die häufig erzeugten Bastarde von Singvögeln, z. B. von Kanarienvögeln und Stieglitzen. Auch von diesen hat man, soviel mir bekannt, noch keine Nachkommen erhalten.

Diese Thatsachen erklären sich gleichfalls aus der Gemmarienlehre. Wenn, wie es bei der Vermischung verschiedener Arten oder sehr verschiedener Rassen der Fall sein muss, Gemmarien von stark von einander abweichender Gestalt und sehr ungleichem Gefüge auf

marien so gegeneinander verschoben, dass dadurch keine Festigung des Gefüges, sondern eine Lockerung zustandekommt. Ein Beispiel mag dieses veranschaulichen: Es handle sich um zwei würfelförmige, aus würfelförmigen Gemmen zusammengesetzte Gemmarien einer und derselben Tierart oder Rasse, also um einen Fall, der der gewöhnlichen geschlechtlichen Verbindung entsprechen würde. Beide sollen durch kleine Unebenheiten und Unregelmäßigkeiten, die aber voneinander verschieden sind, ausgezeichnet sein. Legen sie sich nun etwa mit einer ihrer quadratischen Seitenflächen aneinander und wirken sie so aufeinander ein, dass die korrespondierenden Punkte, etwa die Ecken einander anziehen, so lässt es sich leicht vorstellen, dass die Würfel dadurch eine derartige Zurechtschiebung der sie zusammensetzenden kleinen Würfel erfahren, dass die beiden großen Würfel ihre Unregelmäßigkeiten verlieren. Die kleinen Würfel werden dichter aneinandergereiht, ihre Anordnung wird regelmäßiger, das Gefüge der großen Würfel wird dadurch gefestigt. Anders, wenn wir uns etwa einen Würfel und ein Tetraëder aufeinander einwirken denken. Hier haben wir keine korrespondierenden Ecken und Kanten. Die einzelnen Punkte ziehen sich in unregelmäßiger Weise an, jenachdem Würfel und Tetraëder auf die eine oder andere Weise nebeneinander zu liegen kommen. Da nun sowohl der Würfel als auch das Tetraëder nach unserer Annahme Gemmarien entsprechen, da sie gleich diesen aus kleineren Bausteinen aufgebaut, und da es thatsächlich die kleineren Bausteine sind, die einander anziehen, so müssen diese notwendiger Weise aus ihren Lagerungsbeziehungen herausgerissen werden, und das kann nicht wohl anders als unter einer starken Lockerung des Gefüges geschehen. Handelt es sich, wie die Gemmarienlehre annimmt, im Keimplasma um etwas ähnliches, so ist es kein Wunder, dass Bastarde nicht mehr fähig sind, sich fortzupflanzen.

Die Gemmarienlehre gibt somit gleichfalls den Schlüssel zur Erklärung der Unfruchtbarkeit der Bastarde, einen Schlüssel, den der Begründer der Amphimixistheorie nicht gefunden hat.

Ich darf diesen Aufsatz nicht abschließen, ohne einen Irrtum zu berichtigen, dem ich in meinem Werke „Gestaltung und Vererbung“ zum Opfer gefallen bin. Ich habe dort gesagt, dass der von Weismann vertretene Präformismus nicht ohne die Weismann'sche Theorie der Amphimixis bestehen, und nachgewiesen, dass Amphimixis unmöglich dem Kampf ums Dasein genügendes Material zur Auswahl liefern kann. Daraus habe ich geschlossen, dass durch diesen Nachweis auch der Präformismus definitiv beseitigt sei. Oben habe ich aber nachgewiesen, dass es, wenn man auf dem Boden der Weismann'schen Annahme vieler Ide im Keimplasma steht, gleichgiltig ist, ob Amphimixis besteht, ob geschlechtliche Fortpflanzung

stattfindet, oder nicht. Es ist also nicht die Amphimixislehre, die sich nicht mit den übrigen Annahmen Weismann's verträgt, sondern die Annahme vieler Ide. Wenn alle Ide auf eigene Faust variieren können, wenn jede Determinante in jedem Id andere Wege gehen kann als die homologen Determinanten in sämtlichen anderen Iden, dann treffen alle jene Folgerungen zu, die ich in „Gestaltung und Vererbung“ auf Grund einer korrekt berechneten Formel gezogen habe. Diese Formel passt auf die Weismann'sche Theorie der Polyidie, auf die Annahme vieler Ide, einerlei, ob Amphimixis besteht oder nicht. Was durch diese Formel nachgewiesen wird, das ist die Unmöglichkeit der Weismann'schen Polyidie neben der Weismann'schen Determinantenlehre. Beide Lehren vertragen sich ganz und gar nicht miteinander, ein Umstand, der Weismann entgangen ist.

Aus folgendem Beispiel wird die Unverträglichkeit von Determinantismus und Polyidie evident.

Gesetzt, es handle sich um 4 Ide, bestehend aus je 1 Determinante, die nach den 3 verschiedenen Richtungen a, b und c variiert kann. Dann sind folgende 81 Variationen möglich:

aaaa	abcc	baca	bcbb	cbac
aaab	acaa	baab	bcbc	cbba
aaac	acab	bacc	bcca	cbbb
aaba	acac	bbaa	bccb	cbbc
aabb	acba	bbab	bccc	cbea
aabc	acbb	bbac	caaa	cbcb
acaa	acbc	bbba	caab	cbcc
aacb	acca	bbbb	caac	ccaa
aacc	accb	bbbc	caba	ccab
abaa	accc	bbaa	cabb	ccac
abab	baaa	bbaa	cabc	ccba
abac	baab	bbaa	caca	ccbb
abba	baac	bbaa	cacb	ccbc
abbb	baba	bcab	caco	ccca
abbc	babb	bcac	cbaa	cccb
abca	babc	beba	cbab	ccce
abcb				

Wenn wir nun annehmen, dass a günstige Abänderung bedeutet, so sind nur diejenigen Keimzellen günstig abgeändert, in welchen wenigstens 3 Ide den Charakter a besitzen. Das ist der Fall bei den 9 der obigen 81 Variationen, welche fett gedruckt sind. Die Wahrscheinlichkeit also, dass die Keimzellen in günstiger Weise abändern, ist in unserem Falle $\frac{9}{81} = \frac{1}{9}$. Besteht aber die Keimzelle nur aus einem einzigen Id, und dieses nur aus einer Determinante, die nach den 3 Richtungen a, b und c abändern kann, so ist die Wahrschein-

lichkeit, dass sie nach der günstigen Richtung a abändert, $\frac{1}{2}$, also dreimal so groß als wenn Tetraidie besteht.

Die Annahme der Polyidie und der Determinantismus stehen also im schärfsten Widerspruche zu einander. Wenn man Präformation annehmen will, so muss man die Annahme der Polyidie verwerfen. Aber auch wenn keine Polyidie besteht, ist der Präformismus neben dem Darwinismus unhaltbar. Dann können, falls alle Organe, welche eine Organismenart charakterisieren, in der richtigen Ausbildung weiter gezüchtet oder erhalten werden sollen, vorausgesetzt, dass alle, wie Weismann's Determinantenlehre es annimmt, auf eigne Rechnung variieren, nur solche Organismen überleben, bei denen sämtliche Organe in günstiger Richtung variiert haben. Dass aber solche Organismen überhaupt erzeugt werden, ist bei der Annahme vieler Determinanten höchst unwahrscheinlich. Wenn nach Weismann schon eine einzige Pfauenradfeder zahlreiche Determinanten hat, die alle unabhängig voneinander variieren, wieviel mal mehr Determinanten hat dann ein Pfauenrad, ein ganzer Pfau? Nehmen wir an, der ganze Pfau hätte wirklich nur 1000 Determinanten, und die Wahrscheinlichkeit, dass jede seiner Determinanten in günstiger Richtung variere, sei $\frac{1}{2}$, Annahmen, wie sie doch wohl schwerlich günstiger getroffen werden können, so wäre die Wahrscheinlichkeit, dass der Nachkomme eines Pfaues die erforderlichen Eigenschaften aufweist, $\frac{1}{2^{1000}}$. Ein Pfau müsste also soviel Keimzellen erzeugen, wie die über alle Begriffe ungeheuerliche Zahl 2^{1000} angibt, falls unter den Keimzellen eine einzige allen Anforderungen entsprechende sein soll. Daraus geht hervor, dass sich auch der Präformismus, der sich auf die Annahme eines einzigen Ides beschränkt, mit dem Darwinismus, dem Weismann huldigt, nicht verträgt. Ein Theoretiker, der die ontogenetische Entwicklung als Evolution betrachtet und auf dem Standpunkt der Weismann'schen Determinantenlehre steht, kann unmöglich ein Darwinist sein; es bleibt ihm nichts weiter übrig, als anzunehmen, dass mit der Erschaffung der ersten Organismen auch die Keime sämtlicher übrigen, welche die Erde zu bevölkern bestimmt waren, und zwar in den ersten Vertretern des Organismenreiches eingeschachtelt, erschaffen wurden.

Indem ich gern zugebe, dass ich mich durch Weismann's Buch habe täuschen lassen, als ich den Präformismus als unzertrennlich mit der Amphimixistheorie und dem Darwinismus verbunden hinstellte, bitte ich die Anhänger dieser Weismann'schen Lehren, meinen Nachweis, dass Praeformismus und Polyidie, Determinantenlehre und Darwinismus sich nicht miteinander vertragen¹⁾, dass es bei

¹⁾ In meinem Aufsatz über „Schöpfung und Wesen der Organismenform“ (Naturwissensch. Wochenschrift, 1894) habe ich im Gegensatz zu diesen Aus-

der Annahme der Präformation und der Polyidie aber ganz gleichgiltig ist, ob geschlechtliche Fortpflanzung und damit Amphimixis besteht oder nicht, auf seine Stichhaltigkeit prüfen zu wollen.

E. Wasmann, Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden.

Berlin. Verlag von Felix L. Dames. 1894.

Das soeben erschienene Werk Wasmann's zerfällt in zwei Abschnitte. 1) Ein Verzeichnis der Litteratur: darin sind außer den Titeln der Schriften kurze Notizen über deren Inhalt gegeben. 2) Das eigentliche Verzeichnis der Myrmekophilen und Termitophilen. Es werden darin 1177 Arten myrmekophiler, 105 Arten termitophiler Insekten aufgeführt, zum größten Teil Coleopteren (993 + 87); 60 + 4 Arachniden, 9 Crustaceen.

Letzterer Abschnitt bietet dem Leser nicht bloß eine lange Reihe von lateinischen Namen, sondern eine knapp gefasste und übersichtliche Darstellung der in zahllosen, zum Teil ganz andere Gegenstände behandelnden Schriften zerstreuten Beobachtungen, über die Beziehungen von Insekten, Arachniden und anderen Arthropoden zu den Ameisen und Termiten. Sicher festgestellte Thatsachen werden von bloßen Vermutungen kritisch gesondert und dadurch der jetzige Zustand unserer Kenntnisse auf einem der interessantesten Gebiete der Symbiose der Tiere dem Leser klar vorgelegt.

Aus dem Bekannten ergibt sich schon, dass manche merkwürdige Bildung am Körper der Myrmeko- und Termitophilen, die sonderbare Struktur der Fühler z. B. bei Clavigeriden und Paussiden, reduzierte Taster, Haarbüschel am Hinterleib vieler Insekten u. s. w. mit den Gastverhältnissen jener Tiere zu ihren Wirten sehr wahrscheinlich in gesetzmäßiger Beziehung stehen. Aber wie vieles bleibt noch unklar oder

föhrungen darzuthun gesucht, dass der Darwinismus zum Präformismus föhren muss. Also ein Widerspruch?! Allerdings! Aber der Widerspruch liegt nicht bei mir: Die Determinantenlehre und der Darwinismus vertragen sich nicht miteinander. Gleichwohl macht, wie Weismann ganz richtig ausföhrt, die Annahme selbständig variirender Organe, die der Darwinismus ja machen muss, auch die Annahme von Determinanten nötig. Diese Annahme drückt aber die Wahrscheinlichkeit günstiger Variation auf ein verschwindendes Minimum herab. Somit gerät der Darwinismus mit sich selbst in Widerspruch. Er muss Determinanten annehmen, kann sie aber nachher nicht mehr gebrauchen und föhrt sich dadurch selbst ad absurdum. Hätte Darwin auf die Korrelation der Organe, die zeigt, dass diese nicht selbständig variiren, gebührendes Gewicht gelegt, so hätten wir seine Selektionstheorie jetzt nicht zu bekämpfen.

sogar ganz unerforscht! und wie leicht dadurch neues zu bringen! — Es sollten doch die Sammler in entfernten Landstrichen sich nicht damit begnügen, die myrmekophilen und termitophilen Käfer und allerlei anderes zu töten und zu konservieren, sondern, was ihnen von der Lebensweise der gesammelten Tiere aufgefallen ist, nebenbei notieren und mit dem Ameisen- oder Termitengast wenigstens ein Exemplar des Wirtstieres fangen.

Es möge Wasmann's Buch zu weiterem Suchen und Beobachten anregen.

C. Emery (Bologna).

Erwiderung.

In Nr. 2 des gegenwärtigen Jahrganges dieser Zeitschrift wendet sich Herr R. v. Hanstein gegen eine von mir auf Seite 813 des vorigen Jahrganges gemachte Äußerung, betreffend den Lichtsinn augenloser Muscheln. Die Deutung, welche ich für das Ausbleiben der Beschattungsreaktion bei mehrmaliger Wiederholung des Versuches gegeben hatte (Diese Zeitschrift, Bd. XIV, S. 389), war von Herrn v. Hanstein in einem Referate als nicht hinlänglich motiviert bezeichnet worden.

Wenn ich daraufhin bedauerte, dass Herr v. Hanstein seine von der meinigen abweichende Anschauung so unbestimmt formuliert hatte, so liegt darin nicht, wie Herr v. Hanstein herausliest, ein „Vorwurf ungenauer Berichterstattung“. Nur eine etwas voreilige Kritik sehe ich in seiner Äußerung, weil ich ausdrücklich meine Mitteilungen als vorläufige bezeichnet habe.

Sachlich will ich hier auf die Frage nicht eingehen, da ich weitere Belege für die Richtigkeit meiner Anschauung demnächst veröffentlichen werde.

Schließlich möchte ich bemerken, dass in den Sätzen, die Herr v. Hanstein aus meiner Schrift zitiert, leider zahlreiche Fehler stehen geblieben sind, die z. T. sinnentstellend wirken. Dieselben sind jedoch inzwischen (in Nr. 4) schon verbessert worden.

Dr. Willibald Nagel.

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. März 1895.

Nr. 6.

Inhalt: Paul und Fritz Sarasin, Die Wedda's von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen. — Schulz, Grundsätze einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit. — Blochmann und Bettendorf, Ueber Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. — Thiele, Zur Phylogenie der Gastropoden. — Jaworowski, Zu J. Nussbaum's einigen Bemerkungen über die Extremitätenanlagen bei den Isopodenembryonen. — Haacke, Lange Krallen und Haare als Erzeugnisse der Rückbildung durch Nichtgebrauch. — Strasburger, Noll, Schenk und Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. — Vogt und Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. — Müller, Ueber Ursprung und Heimat des Urmenschen.

Dr. Paul Sarasin und Dr. Fritz Sarasin, Die Wedda's von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen.

Verlag von C. W. Kreidel, Wiesbaden.

Die Phantasie der Naturforscher darf Ceylon zu einem Wunderlande machen. Die Ueppigkeit und mächtige Schönheit der tropischen Vegetation, die Haeckel in seinen farbenprächtigen Reisebriefen in so begeisterter Weise zur Darstellung brachte, die mannigfaltige Fauna, die nicht nur durch die Vielheit der Arten, sondern vorab durch manche der zoologisch bedeutsamen charakterisiert ist, sind Momente, die einen, wie wir heute sagen dürfen, allerdings nicht den wesentlichsten Grund bilden, der uns im Inselreiche Wunder sehen lässt. Durch die Menschen, die es bevölkern, hat Ceylon etwas vor jenen andern östlichen Inselreichen voraus, die die Natur in nicht minder verschwenderischer Fülle mit der Schönheit der Tropen bedachte. Und weil er die Menschen zu seinem Inhalte hat, die die beiden Sarasin zum Gegenstande eines äußerst sorgfältigen und umfassenden Studiums machten, darf der 3. Band ihrer „Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon“ in ganz besonderem Maße unsere Aufmerksamkeit beanspruchen.

Es würde uns wohl weit über den Rahmen des gebotenen Raumes hinausführen, wollten wir hier den Inhalt eines 600 Seiten starken Quartbandes skizzieren. Wir greifen die anatomische Schilderung der Wedda's heraus und werden deren Biologie nur so weit mit berücksichtigen, als sie eine drastische Ergänzung des Bildes bringt, zu dem uns die Zoologie der Wedda's führt.

Die Gesamtzahl der Bevölkerung Ceylon's beläuft sich nach dem Census vom Jahre 1881 auf 2 760 000 Personen. Zwei Drittel derselben sind Singhalesen, ein Viertel Tamilen; der Rest besteht aus Indo-Arabern, Eurasiern und Burghers, den Descendenten der nun seit fast 400 Jahren nach Ceylon einströmenden Europäern in allen erdenklichen Mischungsgraden mit eingebornem Blute, Malayen, Europäern, einigen Tausend Chinesen, Cochinesen, Kaffern, Parsis etc., die Handelszwecke oder irgend welche Zufälligkeiten nach Ceylon führten. Eine kleine Zahl von Menschen, nur ca. 2300, umfasst die Varietät, die naturhistorisch weitaus die interessanteste ist, die Wedda's.

Nach dem Census von 1881 bilden 1177 männliche und 1051 weibliche Individuen den merkwürdigen Völkerstamm. Circa 800 der Wedda's bewohnen die sonst von Tamilen und Indo-Arabern bevölkerte Ostküste. Nach dem östlichen Binnenland werden ca. 500 Personen, nach dem westlichen ca. 350 Personen des Stammes verlegt. Der Distrikt von Wellasse beherbergt etwa 130, Tamankaduwa etwas zu 420 Wedda's.

Das heutige Weddagebiet umfasst somit jenen Teil des östlichen Niederlandes, welcher westlich durch den Abfall des zentralen Gebirgsstockes und östlich durch die See eingerahmt wird. Es ist das Gebiet, welches den die Singhalesen von den Tamilen trennenden Naturgürtel bildet, ein Land, das nicht eine einförmige Ebene ist, in welchem sich vielmehr zahlreiche isolierte Bergrücken erheben, welche als Ausläufer des zentralen Gebirgsstockes angesehen werden können. Es ist eine Eigentümlichkeit der Wedda-Ansiedelungen, dass sie sehr häufig am Fuße der aus der Ebene sich erhebenden Bergrücken liegen. Denn in diesen Gneißfelsen befinden sich die ursprünglich von ihnen bewohnten Höhlen, ihre alte Heimat, von der sie sich auch dann nicht weit entfernten, als die Regierung sie zwang, ihr freies, wildes Leben mit dem eines sesshaften Bauers zu vertauschen, ein Unternehmen, das freilich noch nicht in dem Maße gelungen wäre, dass man nicht auch heute noch zwei Formen der Weddas unterscheiden könnte, die Natur-Wedda's und die Kultur-Wedda's, die das ganze Jahr hindurch nomadisierenden der Jagd obliegenden freien Menschen, die auch heute noch in den Felsen jener schroffen Hügel leben, und die etwas Ackerbau Treibenden, in denen oft schon die Wirkung fremden Blutes nachweisbar ist.

Aechte Naturwedda's gibt es nur noch sehr wenige. Sie fehlen vor allem im ganzen Küstengebiet.

Die Wedda's sind eine kleine Menschenvarietät. Die mittlere Größe von 71 Weddamänner verschiedenster Herkunft betrug 1,576 m (Minimum 1,46 m; Maximum 1,700 m). Scheidet man von der Größeberechnung diejenigen Elemente aus, bei welchen die Beimengung fremden Blutes möglich ist, und beschränkt sich auf die Wedda's der zentralen Distrikte, wo die natürlichsten, ursprünglichsten Elemente des Stammes ihre Heimat haben, so findet man als Mittel für 33 Weddamänner 1,554 m (Minimum 1,46 m; Maximum 1,6 m). Die Größe der Frauen zentraler Distrikte beträgt im Mittel 1,458 m (Minimum 1,355 m; Maximum 1,500 m). Die Wedda's gehören also zu den kleinen Menschenformen.

Die Proportionen des Körpers sind andere als bei den Europäern. Die obern Gliedmaßen sind durch bedeutendere Länge ausgezeichnet. Setzt man die Körpergröße = 100, so erhält man im Mittel für die Armlänge 47 (Europäer 45). Der Arm ist aber auffallend mager, denn sein größter Umfang beträgt nur 235,6 mm, d. h. 15% der Körpergröße. Dadurch aber wird der Eindruck seiner Länge noch erheblich gesteigert.

Ebenso ist das Verhältnis vom Vorderarm zum Oberarm ein anderes beim Wedda als beim Europäer. Setzen wir den Oberarm = 100, dann ist der Vorderarm der Deutschen im Mittel 83,5, der Slaven 86,8, der Wedda 91,9.

An den unteren Gliedmaßen fällt der Mangel einer kräftigen Wadenmuskulatur auf. Bisher glaubte man, dass ein Wadenumfang, der $\frac{1}{5}$ der Körpergröße betrage — Australier 20,6, Ambonesen 20,4, Javaner 20,3 — als ein sehr geringer zu bezeichnen sei. Er sinkt beim Wedda-Mann auf 18,8.

Der Brustumfang ist 51,5% der Körpergröße, d. h. etwa der der Engländer, und etwas größer als jener der Deutschen.

Die Hautfarbe ist ein an verschiedenen Körperstellen ungleich intensives Braun, indem die Brust dunkler gefärbt ist als das Gesicht. Immerhin zeigen sich in den verschiedenen Weddadistrikten nicht unbedeutende Schwankungen von einem helleren Braun zu fast schwarzer Hautfärbung. Der Umstand aber, dass die dunkle Farbe sowohl an der heißen und trockenen Ostküste, als westwärts gegen die feuchten Berge hin an Häufigkeit zunimmt, schließt einen klimatischen Einfluss aus. Man muss sich also vorderhand mit der Annahme begnügen, dass an diesen beiden Orten von den starken individuellen Schwankungen, welche diesem Merkmale des Weddakörpers zukommen, die dunkle Farbe sich am meisten erblich fixiert habe, wodurch dunkler gefärbte Weddaformen entstanden.

Vielleicht wäre auch an den Einfluss der Varietätenmischung zu denken, welche zu dunkleren Farbentönen führen soll. So wird z. B. darauf hingewiesen, dass die Descendenten von eingebornen Frauen und Portugiesen oftmals selbst dunkler gefärbt seien als die Singhalesen oder Tamilen.

Die Haare sind durchwegs schwarz gefärbt. Oft zeigt das Kopfhaar einen außerordentlich üppigen Wuchs und fällt auch bei Männern gleich einer mächtigen Mähne über den Rücken. Das Haar ist grob und derb wie Pferdehaar, weder straff noch wollig, sondern entschieden wellig. Der Bartwuchs ist spärlich und besteht bloß aus einem Busch welligen Haares am Kinn, einem eigentlichen Bockbart, zuweilen verbunden mit Schnurbart, seltener mit einem kleinen Haarbüschel unter der Unterlippe. Die Behaarung des Körpers ist im übrigen spärlich.

Der Kopf ist auffällig lang, der Superciliarbogen des Stirnbeines sehr beträchtlich, so dass er sich mit dem der andern Seite vereinigt und oft einen zusammenhängenden Schirm über den Augen und der Nasenwurzel bildet. Das Gesicht ist breit. Die Augen sind groß, die Lippen kräftig, wenn auch nicht wulstig. Die Kiefer sind orthognath. Die Schneidezähne stehen aber gewöhnlich schief in den Alveolen.

Die Brüste sind bei jungen Mädchen leicht kegelförmig, mit starker zylindrischer Warze und großem Warzenhof.

Die einlässlichen osteologischen Untersuchungen geben uns nun einen besonders klaren Einblick der Stellung dieser Varietät.

Um zu einem objektiven Bilde der Schädelgestalt zu kommen, wurden dreierlei Systeme von Schädelkurven aufgenommen, Umrisslinien, die wir als horizontale, sagittale und frontale bezeichnen. Die horizontalen Schädelkurven gehen der Frankfurter Einstellungsebene parallel. Diese aber wird durch 2 Gerade erhalten, welche beiderseits den tiefsten Punkt des untern Augenhöhlenrandes mit den senkrecht über der Mitte der Ohröffnung liegenden Punkte des obern Randes des knöchernen Gehörganges verbinden. Dies ist die Basalkurve. Zu ihr parallel gehen die Augenmittenhorizontale, die Glabellar- und Scheitelhorizontale. Die Mediansagittale geht der Längsaxe des Schädels parallel und zur Horizontalebene steht sie senkrecht. Zu dieser Ebene wurden dann zwei weitere Ebenen parallel geführt, nämlich die Augenmittensagittale und die Augenrandsagittale. Die Frontalkurve schneidet die Längsaxe quer und steht zur Sagittalebene senkrecht.

Aus diesen Kurvenbildern ergibt sich, dass die Wedda's einen langen, schmalen, sehr steil aufstrebenden Schädel besitzen. Vergleicht man mit einem dolichocephalen europäischen Schädel den der Wedda's, dann erkennt man, dass dieser durchaus nicht etwa kurzweg ein verkleinerter europäischer Schädel ist. Hier ist der hinter

der Ohrebene liegende Teil unverhältnismäßig größer, während dort der vordere Teil etwas größer ist. In Zahlen lässt sich dieser Unterschied in folgender Weise ausdrücken.

Abstand vom Schnittpunkt der Ohrebene mit der Sagittalebene bis zum entferntesten Punkte der Glabellarkurve beim Wedda 89 mm, beim Europäer 85 mm.

Abstand bis zum fernsten Punkte des Hinterhauptes beim Europäer 111 mm, beim Wedda 94 mm. Zeichnet man die beiden Kurven zugleich mit denen eines Schimpanse ineinander, dann kommt die Mittelstellung der Wedda zum besten Ausdruck. Die erstere Distanz beträgt beim Schimpanse 83 mm, die letztere 52, so dass also nach der Occipitalentwicklung zwischen den drei Vergleichsobjekten das Verhältnis von 100:85:47 besteht, in dieser Beziehung also der Weg der phylogenetischen Entwicklung vom Zustande der uns nächst verwandten Anthropoiden zum Europäer vom Wedda zu reichlich $\frac{2}{3}$ zurückgelegt ist.

Die Vorstellung von dem wechselseitigen Verhältnis ist nun allerdings durch das Bild des Sagittalschnittes nicht unwesentlich zu modifizieren, indem hier der Abstand des Schimpanse vom Menschen, selbst von seiner niederster Stufe sehr entfernt erscheint. Die in einander gelegten Mediansagittalschnitte zeigen uns, dass ein ungeheurer Mantel von Gehirnmasse um den Schimpanseschädel herumgelegt werden muss, um selbst eine niedere Menschenform zu erreichen. Denn der Abstand von der Horizontalebene bis zum höchsten Scheitelpunkt in der Ohrquerebene beträgt beim Schimpanse nur 69 mm, steigt beim Wedda auf 110 und ist beim Europäer nur noch um 3 mm höher.

Die Kurvenbilder, von denen wir nur zwei hier kurz berührten, ergeben als Gesamtergebnis, dass ein dolichocephaler Europäerschädel mittlerer europäischer Kapazität von einem Weddaschädel, der den gleichen Längenbreitenindex besitzt, sich in folgenden Punkten unterscheidet: Einmal durch einen etwas weniger steilen Aufbau der Seitenwände, dann durch eine stärkere Wölbung des Schädeldaches und durch bedeutend mächtigere Entwicklung der hinter der Ohrebene gelegenen Schädelpartie. Ferner ist die Schläfenpartie beim Europäer voller, der Nasenrücken weit mehr erhoben als beim Wedda.

Das Gewicht der Weddaschädel ist ein relativ sehr kleines. Das Mittel aus 190 Schädeln beträgt 574 g, aus 9 weiblichen 521 g, während das Durchschnittsgewicht eines männlichen europäischen Schädels 754 g beträgt. Diese Differenz rührt teils von der bedeutenderen Größe der europäischen Schädel, namentlich aber auch von ihrer stärkern Beschaffenheit her. Auch hier zeigt sich eine nicht unwesentliche Differenz zwischen Natur- und Kulturwedda, indem bei ersteren das durchschnittliche Gewicht nur 555 g, bei letzteren 642 g beträgt.

Die Schädelkapazität wurde durch Füllen mit Hirse in der Weise bestimmt, dass aus mehreren Ergebnissen das Mittel genommen

wurde. Die Verfasser unterscheiden drei Kapazitätzzustände. Oligencephalie ist dann vorhanden, wenn der Schädelinhalt im Maximum 1300 ccm beträgt; Euencephalie bis 1450 ccm und Aristencephalie bei größerem Inhalte. Beim weiblichen Geschlechte liegen die bezüglichen Grenzen 150 ccm tiefer.

Das Mittel aus 22 Messungen männlicher Schädel betrug 1277 ccm. Werden einige der Schädel ausgeschlossen, bei deren Angehörigen fremdes Blut nachweisbar war, so erhält man als Mittel der reinen Formen 1224 ccm, bei den Mischlingen 1332 ccm. Bei den männlichen Nord- und Mitteleuropäern beträgt die Kapazität im Mittel 1500 ccm, beim Schimpanse (Mittel von 8 männl. und weibl.) 351 ccm. In dieser Reihe haben wir also auf die Europäer bezogen folgendes Verhältnis:

Die Schädelkapazität eines Schimpanse beträgt 23%, eines Naturwedda 81%, eines Weddamischlings 88%, der europäischen Schädelkapazität. Von dem weiten Wege phylogenetischer Entwicklung, welcher den Menschen von seinem dem Schimpanse ähnlichen Ahnenzustande bis zu seiner heutigen höchsten Stufe führte, hat also der Naturwedda nicht völlig $\frac{1}{3}$ zurückgelegt. Beim Gorilla, welcher aber nach den Verf. einem Seitenzweige der menschlichen Ahnenreihe angehört, ist die Schädelkapazität etwas größer, nämlich im Mittel beim Männchen 500 ccm, beim Weibchen 460 ccm und sie geht bei ersterem ausnahmsweise auf 550 ccm.

Das oben angegebene Mittel für die Wedda bewegt sich innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Die geringste Kapazität, die an einem männlichen Schädel beobachtet wurde, beträgt 1012 ccm, die größte, von einem wahrscheinlich pathologischen Individuum abgesehen, 1400. Es ist also bei den Naturwedda der Zustand der Oligencephalie die Regel, die Maxima werden zu euencephalen Schädeln. Der geringste Schädelinhalt, der bei Frauen beobachtet wurde, ist 1037 ccm, das Maximum 1217 ccm.

Wir stellen in der nachfolgenden Tabelle einige der bei verschiedenen Menschenvarietäten beobachteten mittleren Schädelkapazitäten zusammen, da sie uns ein überaus sprechendes Bild der phylogenetischen Stellung der Wedda geben.

Zusammenstellung der Schädelkapazität.

Anthropoiden:	Männchen	Weibchen
Schimpanse . . .	400 ccm (351 Männchen u. Weibchen)	
Gorilla	500 "	460 ccm
Menschenvarietäten:		
Wedda rein . . .	1224 "	1151 "
Wedda Mischling .	1332 "	—
Andamanesen . . .	1281 "	1148 "
Buschleute . . .	1324 "	1216 "
Negritos	1350 "	—
Australier . . .	1310 "	1154 "

Unter den oligocephalen Menschenvarietäten scheint also den Wedda's die geringste Schädelkapazität zuzukommen.

Das Verhältnis der Breite zur Länge des Schädels drückt man durch einen Längenbreitenindex aus. Wir setzen die Länge = 100. Dolichocephalie ist bis zur Maximalbreite 75, Mesocephalie bis zu 79,9 und Brachycephalie von 80 und mehr vorhanden.

Die absoluten Längenmaße des männlichen Weddashädels sind für Schädel von Naturwedda 180,2 mm, für Küstenwedda 175 mm, wobei die bezüglichen größten Breiten 126,9 mm und 133,9 mm betragen. Zu diesen Mittelwerten gehören als Maxima und Minima der männlichen Weddashädel der innern Distrikte 188 mm mit der Breite 122 und 165 mit der Breite 119, bei den Küstenwedda 179 mit der Breite 129,5 und 170 mit der Breite 133. Der mittlere Längenbreitenindex beträgt 71,6, so dass also ausgesprochene Dolichocephalie den Weddashädeln eigen ist. Der niedrigste Index beträgt 64,8, der höchste bei einem Küstenwedda 78,4, so dass also bei diesen der Zustand der Mesocephalie vertreten sein kann.

Bei den Frauen wurden folgende Mittel gefunden: Länge 174,4, Breite 124, Index 71,2. Auch bei ihnen sind die Schädel der innern Gebiete durchschnittlich länger und schmaler als die der Küste.

Einen besonders charakteristischen Bau zeigt der Nasenteil des Stirnbeins, indem dessen Nasenfortsatz zwischen den beiden Augenhöhlen fast bis zur Mitte der Höhe der letztern herabsteigt. Die Nasenbeine setzen sich also sehr tief an, während man sonst gewohnt ist, die Stirnfortsätze des Oberkiefers und die Nasenbeine weit höher gegen den obern Augenrand hinaufgreifen zu sehen. Um diesen charakteristischen Unterschied gegenüber dem Schädel eines Europäers zahlenmäßig zum Ausdrucke bringen zu können, bestimmen Vff. in folgender Weise ihr Längenmaß. Als Länge wählten sie die Distanz vom Mittelpunkt der Stirn-Nasenbeinnaht senkrecht nach oben zum Mittelpunkt einer Horizontalen, welche die höchsten Stellen der beiden obern Augenränder mit einander verbindet.

Die mittlere Länge betrug bei 22 Weddamännern 8,5 mm, und das gleiche Mittel ergab sich an den Schädeln von 11 Frauen. Bei Wedda aus dem Innern kann dieser Stirnfortsatz bis 11,5 mm lang werden, während er umgekehrt durch Mischung sich rasch verkürzt. Unter den Anthropoiden zeigt der Schimpanse dem Wedda ähnliche Verhältnisse, während das Mittel an Schädeln von Europäern nur 6 mm beträgt, obwohl derselbe durch bedeutendere Größe ausgezeichnet ist. Aus dieser Vergleichung ergibt sich also, dass die Länge und die Schmalheit des Nasenfortsatzes des Stirnbeins, der damit zusammenhängende tiefe Ansatz der Nasenbeine und die starke Beteiligung des Stirnbeines am Aufbau der innern Augenhöhlenwand ein anatomisch niedriges Merkmal der Wedda ist.

Aehnlich verhält es sich mit einem andern Stirnfortsatz. Virchow machte vor allen darauf aufmerksam, dass die Schläfenschuppe über den großen Keilbeinflügel hinweg durch einen besonderen Fortsatz, den Processus frontalis, mit dem Stirnbein verbunden sein kann. Am europäischen Schädel ist derselbe außerordentlich selten, indem an einem sehr reichlichen Materiale nur bei ca. $1\frac{1}{2}\%$ dieses eigentümliche, anthropoide Merkmal sich findet.

Bei den Wedda konnte dieser Stirnfortsatz der Schläfenschuppe in $7,9\%$ der 38 hierauf geprüften Schädel sicher und im weiteren bei $2,6\%$ mit Wahrscheinlichkeit nachgewiesen werden.

An derselben Stelle des Schädels kommen häufig auch Schaltknochen vor, welche den Raum zwischen Scheitel-, Schläfen-, Stirnbein und großem Keilbeinflügel einnehmen und letztern vom Scheitelbein trennen. In 8 Fällen von 38 untersuchten Schädeln konnten diese Schaltknochen ein oder beiderseitig beobachtet werden, also bei $21,0\%$.

Werden die Beobachtungen anderer Naturforscher mit berücksichtigt, so ergibt sich, dass $44,8\%$ der Weddaschädel entweder Stirnfortsatz oder Schaltknochen haben.

Wir stellen im Nachfolgenden einige Beobachtungen tabellarisch zusammen.

Menschenvarietät:	Stirnfortsatz der Schläfenschuppe	Schaltknochen
Wedda	$10,5\%$	$34,3\%$
Andamanesen . . .	13 "	17,4 "
Australier	10—12 "	—
Neger	12,8 "	—
Papuas	7,4 "	—
Malayen	4,8 "	—
Polynesier	3,3 "	—
Europäer	1,5 "	—
Affen:		
Makaken und Cynocephalen	80 "	—
Schimpanse	88,9 "	—
Gorilla	100 "	—
Orang	29,2 "	—
Gibbons	12,5 "	—

Wollte man den Stirnfortsatz schlechthin als ein niederes Merkmal auffassen, so ergäbe sich also das auffällige Resultat, dass innerhalb der anthropoiden Affen der Gorilla den tiefsten der Gibbon den höchsten Platz einnähme. Das ist jedoch ein Unding. Wir müssen vielmehr schließen, dass sowohl das Konstantwerden des Stirnfortsatzes beim Gorilla, als sein häufiges Fehlen bei Gibbon und Orang, selbständig von diesen Formen erworbene Eigenschaften sind, von einem Zu-

stande aus, wie ihn Makaken, Cynocephalen und Schimpanse zeigen. Das Verhalten des Stirnfortsatzes bei diesem letzteren, sein gelegentliches aber doch nicht häufiges Fehlen, steht mit der Ansicht der Verf. im Einklang, dass der Schimpanse von den lebenden Anthropoiden der Stammform des Menschen am nächsten stehen dürfte, während der Gorilla und im höheren Maße noch der Orang selbständig und eigenartig entwickelte Seitenzweige sind.

Wenn nun auch innerhalb der menschlichen Varietäten der Stirnfortsatz der Schläfenschuppe im allgemeinen mit der höhern Entwicklung sich verringert, so ist es doch nach dem Verhalten der Anthropoiden von vornherein nicht unwahrscheinlich, dass von einem ganz schematischen Verhalten dieses Merkmals kaum die Rede sein wird, dass es also sowohl niedere Stämme geben wird, bei denen der Stirnfortsatz verloren oder fast verloren ging, wie höhere, bei denen er sich wieder sekundär erblich fixierte. So sind die Schädel von Buschleuten durch das Fehlen dieses Fortsatzes ausgezeichnet, wenn schon Schalknochen an dieser Stelle häufig bemerkt werden. Andererseits sind die Bewohner der Insel Mallicollo in der Neu-Hebridengruppe als Vertreter einer höhern Varietät zu nennen, in welcher der Stirnfortsatz häufig, bis zu 75%, beobachtet wird.

Gänzlich unrichtig wäre es aber, aus einer solchen Erscheinung den Schluss zu ziehen, es habe nun auch bei niederen Varietäten dieser Charakter keinen phylogenetischen Wert. Aus einem einzelnen Merkmale lässt sich eben niemals ein Schluss auf die Höhe oder Tiefe einer Varietät ziehen, sondern nur aus dem Zusammentreffen einer ganzen Reihe von Eigenschaften. Denn es können tiefe Varietäten einzelne anatomische Merkmale, welche man sonst nur bei weiter entwickelten zu beobachten gewohnt ist, selbständig erwerben, wie auch umgekehrt bei höheren Varietäten wieder bestimmte Eigenschaften, die als Kennmerkmale einer tiefern Organisationsstufe aufgefasst werden dürfen, aufs neue sich erblich fixieren.

Noch eine Eigentümlichkeit des Wedda-Schläfenbeines deutet dessen anthropoiden Zustand an, indem der bei den Europäern vorhandene deutliche Wulst vor der Gelenkgrube für den Unterkiefer (das tuberculum articulare) nur schwach entwickelt ist oder selbst fehlt, wie denn auch am Schädel der Anthropoiden von diesem Wulste nichts zu beobachten ist.

Im Verlaufe des Jochfortsatzes des Schläfenbeines zeigt sich beim männlichen Schädel eine Eigentümlichkeit, welche zur Bildung der Henkelform desselben führt. Von seinem Ursprung an wendet sich der Fortsatz zuerst nach oben, dann mehr oder weniger scharf nach vorn oder selbst nach unten. Bei einem Drittel der männlichen Schädel wurde sie beobachtet, während sie eigentümlicher Weise den weiblichen Schädeln fehlt. Auch bei andern Menschenvarietäten, wie z. B. bei

den Neu-Caledoniern, den Negern Afrikas etc. ist dieser hantelförmige Jochfortsatz am männlichen Schädel beobachtet worden, den Europäern fehlt diese Eigentümlichkeit. Die Anthropoiden zeigen ein verschiedenes Verhalten, was wieder für ihre phylogenetisch ungleiche Stellung spricht. Beim Gorilla wird er an beiden Geschlechtern beobachtet. Dem Orang fehlt er. Am Schädel des Schimpanse tritt er mit verschiedener Häufigkeit auf. —

Das Gesicht der Wedda ist durch relative Breite ausgezeichnet. Man pflegt in der Anthropologie zwei Zustandsformen des Gesichtes zu unterscheiden. Setzt man die Jochbreite gleich 100 und vergleicht damit die Höhe, nämlich die Distanz vom Kinn bis zur Nasenwurzel, dann pflegt man diejenigen Individuen als *chamaeprosop*, als Individuen mit niedrigem Gesichte zu bezeichnen, deren Gesichtshöhe kleiner als 90 ist. Geht sie aber über diese Zahl hinaus, dann sind sie *leptoprosop*, hochgesichtig oder schmalgesichtig. Die mittlere Jochbreite beträgt bei den männlichen Küstenwedda 129,7 mm, bei den Wedda des Innern 123,5, im Mittel bei 20 Männern 124,8. Bei den Frauen beträgt das Mittel nur 116,2, bei denen der Küste 120, bei denen des Innern 112. Die Gesichtshöhe ist bei den Männern im Mittel 113, bei den Frauen 105,6. Die Wedda's, sowohl Männer als Frauen, nehmen also mit ihren Mittelindizes 88,4 und 89,5 eine der Grenzlinie zwischen Breit- und Hochgesichtern benachbarte Stellung ein.

Besondere Bedeutung pflegt man dem Verhältnis des Gesichtschädels zur Hirnkapsel beizulegen, d. h. dem mehr oder minder starken Vortreten der Kiefer nach vorn. Der Grad der Prognathie wird durch den Kieferindex bestimmt, zu dessen Berechnung folgende zwei Maße nötig sind.

1) Die basinasale Länge, oder die Distanz vom Mittelpunkt des vordern Randes des Hinterhauptsloches zum Mittelpunkt der Stirn-Nasenbeinsutur.

2) Die basialveolare Länge oder die Distanz vom Mittelpunkt des vordern Randes des Hinterhauptsloches zum Alveolarpunkt, d. h. der Mitte des Alveolarrandes des Oberkiefers zwischen den beiden mittleren Schneidezähnen. Der Kieferindex wird alsdann nach der

Formel $100 \times \frac{\text{basialveolare Länge}}{\text{basinasale Länge}}$ berechnet. Nach Flower's Vor-

gang unterscheidet man dreierlei Verhältnisse: Orthognathie, wenn der Index unter 98, Mesognathie von 98—103, Prognathie über 103.

Aus 16 Schädeln ergab sich als Mittel 95,2. Die Wedda's haben also ausgesprochene orthognathe Schädel und zwar ist die Orthognathie sogar ausgesprochener als am Schädel der Europäer, deren Mittel 96,2 beträgt. Bei der Wedda-Frau ist das Mittel 94,5. Die Schwankungen sind relativ gering, so dass von den 16 untersuchten männlichen Schädeln nur zwei in die Mesognathie hineinreichen und

zwar zwei Schädel, die wahrscheinlich Mischformen sind. Bei den Schädeln der Frauen erreicht einer die untere Grenze der Mesognathie.

Trotz der Orthognathie der Weddakiefer stehen doch die Schneidezähne und Eckzähne fast immer stark schräg nach vorne geneigt in den Alveolen und zwar bei den Frauen in der Regel noch ausgesprochener als bei den Männern. Alveoläre Prognathie oder Prodentie begleitet also hier einen als ganzes unter die Hirnkapsel zurückgeschobenen Kiefer.

Dieses Kieferverhältnis hat nun gewiss etwas eigentümliches. War man doch geneigt Prognathie als anatomisch niederen Charakter aufzufassen, wie umgekehrt die Orthognathie als Kennzeichen einer höhern Entwicklungsstufe aufgefasst wurden. So schreiben denn auch die Verfasser: Keine Erscheinung am Weddaschädel hat uns für die Auffassung dieses Stammes mehr Schwierigkeiten bereitet als seine Orthognathie, zumal als wir erkannten, dass die höheren Nachbarvarietäten der Wedda's, die Tamilen und Singhalesen, diese Eigenschaft durchaus nicht in gleichem Maße besitzen, indem wir für die Tamilen 97,7, für die Singhalesen 99,2 erhielten. Es schien uns ein widersinniges Resultat zu sein, dass der nach Körperbau und Kapazität in Ceylon zweifellos am niedersten stehende Stamm, die Wedda's, einen orthognatheren Gesichtsbau als seine höhern Nachbarn haben sollte.

Eine Umschau bei verschiedenen Menschenvarietäten lehrt indessen, dass dieses Verhalten auch anderwärts beobachtet wird.

Die prognathesten Menschenformen sind die afrikanischen Neger. Der mittlere Kieferindex beträgt bei ihnen 104,4. Die niedrigere wollhaarige Varietät, die Andamanesen haben ein mesognathes Mittel, nämlich 101,4 bei 12 Männern und 102,2 bei 12 Frauen. Bei den Buschleuten, die ebenfalls Vertreter einer niedern wollhaarigen Varietät sind, beträgt das Mittel beim weiblichen Geschlechte 97,8, und 96,7 als Mittel aus vorwiegend männlichen Schädeln. Bei den Australiern ist das Mittel mesognath, — 100,6 Mittel aus den Messungen an 20 männlichen Schädeln und 99,7 Mittel aus den Messungen an 9 weiblichen Schädeln. Flower gibt größere Zahlen an, 103,6 als Mittel aus beiden Geschlechtern und 102,4 nach Farner, also ebenfalls mesognathe Mittel, während ihrem Bau und ihrer Kapazität nach höher stehende Stämme der östlichen Inselwelt, wie z. B. die Bergbewohner der Fidji, mit einer Kapazität von 1482 einen prognathen Kieferindex von 103,2 verbinden.

Soviel scheint sich also aus dem gesagten zu ergeben, dass es keineswegs die nach Kapazität und den andern anatomischen Merkmalen die tiefste Stelle einnehmenden Varietäten sind, welche durch prognathen Gesichtsbau sich auszeichnen. Wir sehen vielmehr das Vorspringen des Kiefers zunehmen vom Wedda zum Tamil und von diesem zum

durchschnittlich noch höher stehenden Singhalesen und eine parallele Reihe zeigte sich bei den wollhaarigen Formen vom Andamanesen und Buschmann zum höhern Neger.

So wird es wahrscheinlich, dass die Prognathie dieser höhern Formen ein sekundärer Erwerb ist, dass also bei diesen Varietäten eine Affenähnlichkeit vorgetäuscht wird, aber nicht in der Phylogenesis begründet ist. Wir denken uns, schreiben die Verfasser, dass ein orthognather oder leicht mesognather Kieferbau schon von einer sehr tiefen Stufe des menschlichen Geschlechtes erreicht worden ist und dass später aufs neue Prognathie erworben wurde und sich erblich fixierte, um endlich tertiär bei den höchsten Menschenformen, zu denen die Europäer gehören, wieder zu verschwinden und aufs neue der Orthognathie Platz zu machen. Dagegen möchten wir der auch bei den Wedda's in ausgesprochener Weise vorkommenden Prodentie, phylogenetische Bedeutung zuschreiben.

Die Augenhöhlen des Wedda sind groß und einander genähert. Der Flächeninhalt des Augenhöhleneingangs beträgt im Mittel an den männlichen Schädeln 1284, an den weiblichen 1203 mm². Bei den männlichen TAMILIN kommt ihm nur eine Größe von 1248 mm², bei den Singhalesen sogar nur 1198 mm² zu. Sie gehören dem Typus der hypsophthalmen Augen an, und nur ganz ausnahmsweise beobachtet man statt der hochhängigen die breitäugige oder platophthalme Ausbildung. Letzteres ist nur an Schädeln zu sehen, die vom Verdachte der Mischung nicht ausgeschlossen sind. Der Augenabstand beträgt beim weiblichen Wedda 22,2 mm, bei den Europäern 26,74 mm. Auch hier zeigt sich wieder der Einfluss der Stammesreinheit. Denn bei den Wedda des Innern fällt die Interorbitalbreite auf 22 mm und steigt bei den Küstenwedda auf 23,1 mm. Beim weiblichen Geschlechte ist das Mittel etwas geringer als beim männlichen, nämlich 21,7 mm. Wieder sind erhebliche Differenzen zwischen den Naturwedda und Küstenwedda. Denn bei erstern sinkt das Mittel nur auf 29,75 und steigt bei letztern auf 23,6.

Dass diesem Charakter eine phylogenetische Bedeutung zukommt, scheint auch der Umstand anzudeuten, dass bei den europäischen Kindern Verhältnisse auftreten, die denen des erwachsenen Wedda gleichen. Die Verf. berechneten einen Index aus dem Abstände der beiden Augenhöhlen und ihrer größten horizontalen Lichtungsweite. Wird diese gleich 100 gesetzt, dann ergibt sich als Mittel des Interorbitalindex bei 17 Weddamännern 23,5, bei 16 männlichen Europäern 26,5. Nimmt man aber statt ausgewachsener Europäerschädel solche von Kindern im Zahnwechsel oder noch jüngere, mit erst durchgebrochenen Milchzähnen, so erhält man als Mittel 23,7, also ziemlich genau die bei den Wedda's erhaltene Zahl.

Der Bau der Nase ist anthropologisch ebenfalls charakteristisch.

Der Nasalindex wird in folgender Weise gewonnen: Man bestimmt 1) die Nasenhöhe, von der Mitte der Naht zwischen Stirn- und Nasenbein zum virtuellen Centrum der Spina nasalis im Niveau einer Horizontalen, welche den unteren Rand der beiden benachbarten seitlichen Ausbuchtungen berührt und 2) die größte Breite der Apertura pisi-formis, der Nasenöffnung, in horizontaler Richtung. Den Nasenindex berechnet man alsdann nach der Formel $100 \times \frac{\text{Breite der Nasenöffnung.}}{\text{Nasenhöhe}}$

Schmalnasigkeit oder Leptorrhinie ist nach Broca dann vorhanden, wenn der Index unter 48 liegt (Frankfurter Verständigung 47), Mesorrhinie zwischen 48—52,9 (47,1—51) und Breitenasigkeit oder Platyrrhinie oder, wie nach Kollmann diese Form auch genannt wird, Chamaerrhinie von 53 und mehr (51,1—58). Die Verfasser legen den Index von Broca ihren Messungen zu Grunde. Als mittleren Nasalindex erhielten die Verf. für 21 Männer 52,5, für 8 Frauen 52, so dass also die Weddanase an der Grenze zwischen Mesorrhinie und Breitenasigkeit liegt.

In der Größe der Choanen sind ebenfalls Unterschiede gegenüber dem Verhalten bei höheren Rassen. Als mittlere Choanenhöhe fanden die Verf. 19,2 mm. Das Minimum betrug 14 mm, das höchste Maß 21,5 mm. An europäischen Schädeln wurde als Mittel 24,2 gefunden und die Zahlen für das Minimum und Maximum sind 22 und 28 mm.

Bei den Australiern beträgt dieses Mittel der Choanenhöhe 24,8, bei den Negern 23,4, bei den Hottentotten und Tasmaniern 22,5, bei den Kaffern 22,2. Beim Schimpanse betrug das Mittel 15,8 mm, so dass also die Wedda ziemlich genau in der Mitte zwischen Europäern und Schimpanse stehen.

Auch dieses anatomische Merkmal spricht dafür, dass Orang und Gorilla als Seitenzweige der phylogenetischen Reihe des Menschenstammes aufzufassen sind. Sie beide, namentlich aber der Gorilla, sind durch hohe Choanen ausgezeichnet.

Die Nasenbeine sind klein, in der Mittellinie oft mit einander auf kürzere oder längere Strecke hin mit einander verbunden. Vergleicht man die größte und kleinste Breite der Nasenbeine mit einander, dann findet man ein Verhältnis von 100:51, bei den Europäern von 100:57,4, woraus eine größere Parallelität der äußern Nasenbeinränder hervorgeht.

Dass auch zwischen dem starken Gebiss gewisser Menschenvarietäten und dem der Anthropoiden keine phylogenetische Beziehung besteht, dürften folgende Messungen der Verfasser zeigen.

Als Mittel für die Länge der Molaren-Reihe des Oberkiefers fanden Verf. 41,1 mm, des Unterkiefers 43,3 mm. Dies bedeutet eine schwache Entwicklung des Gebisses; denn ganz ähnliche Zahlen finden wir bei den Europäern (Länge der Molaren-Reihe des Oberkiefers 41 mm).

Ganz analog verhält sich eine andere niedrige Menschenvarietät, die Andamanesen, welche 41,9 mm aufweisen, während andere Varietäten durch starke Gebissentwicklung ausgezeichnet sind, so die Neger mit 44,5 mm, die Australier mit 45,9, die Tasmanier mit 47,5 mm. Beim Schimpanse liegt das Mittel bei 44—45 mm, so dass also einzelne Menschenvarietäten die Gebissstärke des Schimpanse selbst übertreffen.

Höchst charakteristisch ist wieder der Bau der Lendenwirbelsäule. Durch Cunnigham und Turner ist auf einen höchst wichtigen Unterschied in der Beschaffenheit der Lendenwirbelsäule zwischen den Europäern einerseits und den niedern Menschenvarietäten resp. Anthropoiden anderseits, aufmerksam gemacht worden. Legt man nämlich die fünf Lendenwirbel beim Europäer so aufeinander, dass sie mit den Flächen einander berühren, so erhält man eine mehr oder weniger deutlich nach vorn konvexe Kurve; bei tieferen Varietäten gleich wie bei den Anthropoiden bilden die fünf Wirbel einen nach vorne mehr oder minder stark konkaven Bogen.

Die Summe der senkrechten Durchmesser am Vorderrande der fünf Wirbelkörper ist also bei den Europäern größer als die Summe der senkrechten Durchmesser am Hinterrand und umgekehrt sind bei den Anthropoiden die fünf letzten freien Wirbel der Säule hinten zusammen höher als vorn. Setzen wir den vordern Durchmesser gleich 100, so besteht Kurtorachie oder vordere Konvexität der Lendenwirbelsäule, wenn der hintere Durchmesser unter 98 ist, Orthorachie oder Geradheit wenn er 98—102 ist und Koilorachie oder Konkavität nach vorn, wenn er über 102 ist. Bei den Europäern ist diese Zahl 96, beim Gorilla 108,1, beim Orang 112,9, beim Schimpanse 117,5.

Bei den Wedda's betrug dieser Index im Mittel 103,3 (Männer). Die höchste Zahl, die gefunden wurde, ist 107,1, die niedrigste 100,2. Als Mittel für 10 australische Männer wird 110,1 angegeben, eine Zahl, welche sogar die für den Gorilla angegebene übertrifft. Bei den Andamanesen beträgt dieses Mittel 106,2, bei den Buschleuten 104, bei den Negern 106.

In der Lendensäulenkrümmung zeigt sich ferner eine nicht unerhebliche Geschlechtsdifferenz, die bei den Anthropoiden allerdings nur beim Schimpanse nachweisbar ist. Wir stellen die Befunde nachfolgend tabellarisch zusammen.

	männliches Individuum	weibliches Individuum
Schimpanse	121,2	112,7
Australier	110,1	103,1
Andamanesen . . .	106,2	102,4
Neger	106	103,4
Wedda	103,3	99,9
Europäer	96,2	93,5.

Es ist also bei den koilorachen Varietäten die weibliche Lendenwirbelsäule weniger koilorach als die männliche, während umgekehrt bei den kurtorachen die weibliche mehr kurtorach ist, als die männliche.

Mit Ausnahme des Schädels dürfte kaum ein anderer Skeletteil die Unterschiede zwischen dem Menschen und den anthropoiden Affen augenfälliger zeigen, als das Skelett des Beckens. Bei diesen streben die Schanfeln des Darmbeines senkrecht nach oben, sind relativ schmal und schauen fast direkt nach vorn. Beim Menschen verkürzen sie sich, dafür werden sie breiter und biegen stark nach außen. Diese Veränderungen gehen zweifellos Hand in Hand mit der Annahme einer aufrechten Haltung beim Menschen. Zugleich verbreitert sich der Beckeneingang. Bei den Anthropoiden ist er ein schmales aufrechtes Oval. Beim Menschen ist dessen Querdurchmesser größer.

Wenn sich daher am menschlichen Becken Abweichungen finden, welche nach dem anthropoiden Typus hindeuten, so muss sich dies schon in der Veränderung der genannten Dimensionen äußern. Verf. prüften diese durch folgende vier Messungen:

- 1) Größte Breite des Beckens, d. h. größter Abstand der Darmbeinkämme.
- 2) Größte Höhe, d. h. größter Abstand der Tuber ischii vom Darmbeinkamm. Als Höhe wurde das Mittel aus der rechten und linken Messung gewählt.
- 3) Querdurchmesser des Beckeneingangs.
- 4) Längsdurchmesser des Beckeneingangs.

Aus den beiden ersten Maßwerten wird der Breitenhöhenindex berechnet, indem man die Beckenbreite gleich 100 setzt. Ein niedriger Breitenhöhenindex des Beckens bedeutet also ein relativ breites und niedriges, ein hoher dagegen ein schmales und hohes Becken. Je schmaler und höher nun das Becken ist, um so mehr nähert es sich der Form der Anthropoiden.

Der Beckeneingangsindex wird aus den Zahlenwerten von 3 und 4 bestimmt, indem man den Querdurchmesser des Beckeneingangs gleich 100 setzt. Ein niedriger Beckeneingangsindex bedeutet also einen relativ breiten, kurzen, ein höherer einen relativ schmalen und langen Beckeneingang.

Der Breitenhöhenindex der Becken der männlichen Weddas ist 80,8; an weiblichen Becken wurde ein Index von 78,3 bestimmt; doch sind größere Abweichungen möglich, da nur 3 Beobachtungen gemacht worden, die zudem unter sich bedeutend differieren, indem dem Minimum 70,7 ein Maximum von 83,2 gegenübersteht. Bei Weddamädchen wurde sogar der bedeutende Index 86 gefunden, ein Verhältnis, das gewiss auf die phylogenetische Entwicklung zurückzuführen ist.

Es mögen hier zum Vergleiche einige Zahlen anderer Menschenvarietäten angeführt werden.

	männliches Geschlecht	weibliches Geschlecht
Andamanesen	82,7	81,2
Buschleute	79—81	82—84,3
Australier	78	76
Neger	80—84	77
Europäer	79	74

Der Beckeneingang der Wedda's zeigt folgende Verhältnisse: Mittel aus den Becken von 7 Männern 88, bei 3 Frauen 88,2, bei den jugendlichen Becken 95,8. Wenn also in diesen Fällen die Quere stets die Höhe übertrifft, so mag immerhin erwähnt werden, dass auch schon Weddabecken mit dem Index 103 nachgewiesen wurden.

Zum Vergleiche stellen wir wieder einige Verhältniszahlen anderer Menschenvarietäten zusammen.

	männliches Geschlecht	weibliches Geschlecht
Europäer	80	78
Australier	96,6	—
Baschmänner	99,5	—
Neger	92,7	—
Andamanesen	98,8	—

So weit also die Beckenform der Wedda's von dem der Europäer abweicht, nähert sie sich der Form der Anthropoiden, ohne allerdings, was bei dem durchaus anderen Gang nicht überraschen kann, deren Form sehr nahe zu kommen.

Ein Vergleich des Schulterblattes eines Gorilla oder Schimpanse mit dem eines Europäers lässt uns den bedeutenden Unterschied im Verlaufe des Schulterblattkammes als auffälligste Differenz erkennen. Während nämlich die Spina Scapulae bei den genannten Anthropoiden von ihrem Ursprung an in der Nähe der Gelenkfläche für den Oberarmknochen in stark schräger Richtung zu dem der Wirbelsäule zugekehrten Vertebralrande des Schulterblattes hinzieht, nähert sich ihr Verlauf beim Europäer mehr oder weniger deutlich der Horizontalen. Wenn es also menschliche Schulterblattformen gibt, welche Annäherungen an niedere Verhältnisse zeigen, so muss sich dies vor allem in einem anderen Verlaufe dieses Kammes, der Spina Scapulae, zeigen.

Turner hat diesen Verlauf durch Bestimmung des Winkels der Spina mit dem Vertebralrand auszudrücken gesucht und gibt z. B. für den Schimpanse als Mittel 50,5°, für den Orang 66,5°, für australische Schulterblätter 78,2° und für europäische 82,5°.

Die Verf. suchen diese Unterschiede durch den Spinalgrubenindex auszudrücken, das Verhältnis des Infraspinalgrubenrandes (= 100) zum Supraspinalgrubenrand.

Je höher die erhaltene Indexzahl ist, um so größer ist die Supraspinalgrube im Verhältnis zur Infraspinalgrube, um so schiefer verläuft die Spina.

Der erwähnte Index ergab nun folgendes: Bei einem Schimpanse erhielten die Verf. einen Index von 90,7, bei einem Gorilla 97,6. Bei 7 Weddamännern betrug der Index im Mittel 50,8, bei Frauen 50,2, bei Europäern 46,6.

Schon bei der Schilderung der äußern Gestalt sprachen wir von der relativen Länge der obern Extremitäten. Messungen am Skelette ergeben folgendes: Die mittlere Länge der männlichen Oberarmknochen der Wedda beträgt 313,1 mm, der weiblichen 277,5. Die zugehörigen Speichen ergaben 249,75 und 219 mm. Beide zusammen verhalten sich zur Körpergröße wie 35,71 : 100.

Für andere Menschenvarietäten wird die auf 100 = Körpergröße bezogene Zahl, wie folgt, angegeben: Europäer 33,69, Neger 34,68, Buschleute 35,37, Schimpanse 46,4, Gorilla 50,86, Orang 58,34.

Das Verhältnis der Oberarmlänge (diese gleich 100 gesetzt) zur Speiche ist bei den Wedda's nach den Verf. folgendes. Der Antebrachialindex von 8 Männern beträgt 79,8, von 2 Frauen 78,8. Der Minimalindex beträgt 76,5, der maximale 83,4. Viel bedeutender als die relativen Längenunterschiede der Gliedmaßen der Wedda und der Europäer sind die Unterschiede in diesen Verhältnissen. Denn beim Europäer beträgt das Mittel der Indices für das männliche Geschlecht 72,9, für das weibliche 72,4.

Wir lassen zur Vergleichung noch einige der Indices anderer Menschenvarietäten in tabellarischer Zusammenstellung mit den bereits genannten folgen.

Antebrachialindex.

Anthropoiden:	Männchen	Weibchen
Schimpanse	92	—
Orang	97,8	—
Gorilla	80	—
Menschenvarietäten:		
Andamanesen	81,5	79,7
Negritos	ca. 80	—
Wedda	79,8	78,8
Buschmänner	76,2	—
Australier	76,5	—
Neger	79	ca. 78
Europäer	72,9	72,4.

Als Rekapitulation der phylogenetischen Entwicklung ist die Beobachtung zu deuten, dass beim europäischen Fötus und beim Kind der Unterarm relativ länger ist als beim Erwachsenen und dass er

mit zunehmendem Alter mehr und mehr im Wachstum hinter dem Oberarm zurückbleibt.

Sehen wir uns nunmehr, da die Größenverhältnisse erörtert sind, gewisse Sonderheiten der einzelnen Knochen an. Ein erster wichtiger Unterschied zwischen dem Wedda-Oberarmknochen und dem des Europäers besteht in der Lage des Gelenkkopfes zum Körper. Gegenbaur wies auf Grund eines reichlicheren Materiales nach, dass der Winkel der Axe des Gelenkkopfes des Oberarmknochens mit der Axe seines andern Gelenkendes bei den Europäern im Mittel 12° beträgt, während er bei den Negern auf $27,7^{\circ}$ steigt. Bei den Wedda erhebt er sich, wie die Herren Sarasin zeigen, sogar auf $31,6^{\circ}$ (mit dem Minimum 22° und dem Maximum 39°). Bei den anthropoiden Affen beträgt er 45° — 47° beim Orang, beim Schimpanse 47° , beim Gorilla 27° .

Dass wir es auch in diesem Merkmale mit einem wichtigen Zug der menschlichen Phylogenie zu thun haben, wird aus dieser Zusammenstellung klar, und wird zudem unterstützt durch das Verhalten europäischer Embryonen und Neugeborenen. Bei jenen (16.—33. Woche) beträgt dieser Winkel 43° , bei Neugeborenen 45° . Was also bei den Anthropoiden und den niederen Menschenvarietäten ein bleibender Zustand ist, tritt bei den Europäern wenigstens als eine vorübergehende Erscheinung auf.

Charakteristisch für den Oberarmknochen der Wedda ist das Olecranenloch. Nicht selten beobachtet man am untern Ende des Oberarmknochens beim Gorilla und beim Orang eine Durchbohrung der dünnen Knochenplatte, welche die beiden Gruben oberhalb des walzenförmigen Gelenkes trennt. Bei den Europäern ist dieses Olecranenloch so selten, dass es nur etwa bei 4—5% beobachtet wird. Bei den Wedda's ist diese Erscheinung sehr häufig. Die Verf. sahen sie in 58% der untersuchten Fälle und zwar meist als große ovale Oeffnung. Fehlt sie, so ist die Platte sehr dünn und durchscheinend. Beim weiblichen Geschlechte scheint sie etwas häufiger sich zu finden als beim männlichen (62% gegenüber 56%).

Auch bei anderen Menschenvarietäten findet sie sich häufiger als bei den Europäern, so z. B. bei den Andamanesen in 48,5%, den Negern in 21,7%, den Guanchen der Kanarien in 25,6%, den Amerikanern in 36,2%.

Wir müssen also annehmen, dass die Stammform des Menschen ebenfalls eine durchbohrte Olecranengrube gehabt habe. Mehrfach wurde schon darauf hingewiesen, dass nach Ansicht der Verfasser der Schimpanse dieser Wurzel am nächsten stehen dürfte. Bei diesem fehlt nun das Olecranenloch sehr häufig, so dass also angenommen werden muss, dass derselbe selbständig diese Eigenschaft eingebüßt habe.

Wird das Längenverhältnis des Körpers zu Oberschenkelknochen und Schienbein bestimmt, so fällt nun vor allem die relative Länge dieser Knochen auf.

Bei den Anthropoiden ist folgendes Mittel konstatiert:

Orang 41,25. Gorilla 43,45. Schimpanse 44,8.

Bei den menschlichen Varietäten ergibt sich folgende Reihe:

Wedda 52. Buschleute 51,67. Neger 50,6. Europäer 49,6.

Die niederen Menschenvarietäten haben also relativ längere untere Gliedmaßen als die höhern.

Als Intermembralindex bezeichnen die Verf. das Längenverhältnis zwischen Oberarmknochen und Speiche einerseits und Oberschenkelknochen und Schienbein andererseits, wobei letztere Größe = 100 gesetzt wird. Folgendes sind die Indices:

	männliches Geschlecht	weibliches Geschlecht
Wedda	68,7	67
Neger	68,3	68,15
Australier	68,7	68,3
Andamanesen	68,3 (beide Geschlechter)	
Europäer	70	69,3

Einen hohen Intermembralindex deutet man häufig dahin, dass die betreffende Varietät durch lange Arme ausgezeichnet sei. Er kann aber natürlich auch durch kurze Beine bedingt sein. Thatsächlich lehren uns die bezüglichen Maße für die Europäer, dass ihre obern Gliedmaßen nicht länger sind als die der niedrigen Varietäten, mit denen sie in vorstehender Tabelle verglichen werden. Wenn also dennoch z. B. die Wedda einen niedrigen Intermembranenindex besitzen als die Europäer, trotzdem sie, wie wir sahen, längere Arme haben, so bedeutet dies nichts anderes, als eine Verlängerung der untern Extremitäten gegenüber dem Europäer.

Es steht also die Thatsache fest, dass es niedere Varietäten des Menschengeschlechtes gibt, welche nicht nur durch längere Arme, sondern auch durch längere Beine von höheren Varietäten sich unterscheiden. Große Länge der Arme pflegt man als ein pithekoides Merkmal aufzufassen, nicht aber besondere Länge der Beine. Denn mit Ausnahme des Hylobates besitzen die Anthropoiden kurze untere Gliedmaßen.

Vergleichen wir die Länge ihrer untern Gliedmaßen mit ihrer Wirbelsäule (diese gleich 100 setzend), so finden wir nämlich Orang 88, Schimpanse 90, Gorilla 96 — Mittel verschiedener menschlicher Varietäten 117 — Gibbon 133.

Es ließe sich daher die Vermutung aufstellen, dass die Stammform des Menschen in den Verhältnissen ihrer untern Extremitäten sich ähnlich wie der Hylobates verhalten habe. Eher aber möchten die Verf. annehmen, dass die Länge der Beine als ein selbständiger Erwerb

niederer Menschenvarietäten anzunehmen sei und, dass der Europäer wieder sekundär durch Verkürzung der untern Gliedmaßen in diesem Punkte eine Annäherung an die höheren Anthropoiden zeige.

Die Entscheidung dieser Frage wird die Entwicklungsgeschichte zu bringen haben. Sorgfältige Messungsreihen verschiedener, aufeinander folgender Altersstadien bei irgend einer durch relativ lange Untergliedmaßen ausgezeichneten Menschenform werden sicher zeigen, ob ihre Länge ein ursprüngliches oder ein sekundär erworbenes Merkmal ist. —

Oben wurde die relative Länge der Speiche im Vergleich zum Oberarmknochen betont und zugleich gezeigt, dass dieses Verhältnis auch früheren Jugendstadien der Europäer eigen ist. Ähnliches lässt sich auch für die untern Gliedmaßen zeigen, wenn wir Oberschenkel (ihn gleich 100 setzend) mit Schienbein vergleichen. — Dieser Tibio-Femoralindex beträgt für die Wedda männlichen Geschlechtes 86,1, für die Frauen 84,7. Die Anthropoiden weisen folgende Verhältnisse auf: Orang ca. 86,4; Schimpanse ca. 82,5; Gorilla 81. Bei den Europäern wurde der Index 80,8 gefunden, während nach Humphry in den frühesten Lebensperioden der Schenkel im Verhältnis zum Schienbein kürzer erscheint als später und die definitiven Proportionen erst nach der Pubertät vorhanden seien. Gerade dieser Umstand dürfte zeigen, dass das beim Wedda zu beobachtende Verhältnis dem Menschenaffen näher stehen wird, als wie man vielleicht aus einem Vergleich mit einzelnen der Anthropoiden schließen möchte.

Die Skizze der Osteologie der Wedda's mögen einige Bemerkungen über das Fußskelett beschließen. Zunächst fällt das Wedda-Fußskelett dem europäischen gegenüber durch Kleinheit, Eleganz und Zartheit des Baues auf. Alle Fortsätze, Furchen und Gelenkflächen finden sich aufs schärfste ausgebildet, und nirgends tritt uns jene plumpe Produktion von Knochenmasse entgegen, wie sie an europäischen Fußskeletten so oft vorkommt.

Die Verf. drücken gewisse Maße des Fußes wieder durch Indices aus, nämlich

- 1) durch den Tarsallängenindex,
- 2) durch den Tarsalbreitenindex.

Die relativen Längenverhältnisse des Tarsus und Metatarsus zu bestimmen, hat deshalb einen besonderen Wert, weil bei den Anthropoiden, besonders auffallend beim Schimpanse und Orang die Fußwurzel, gegenüber dem Mittelfuß an Länge zurückbleibt. Setzen wir den Metatarsus = 100, dann bedeutet eine hohe Indexzahl, dass die Länge der Fußwurzel über die des Mittelfußes dominiere; je niedriger sie ist, um so mehr tritt jene gegenüber dem Mittelfuß zurück.

Bei Europäern beiderlei Geschlechter erhielten die Verf. einen Index von 163,5 (Minimum 158,3, Maximum 178,6). Bei den Wedda's ergaben

6 Männer einen mittleren Index von 153,5 mit einem Minimum von 149,3 und einem Maximum von 159,9; bei Frauen 148,5 (Minimum 142,4, Maximum 154,6). Der Wedda hat also eine entschieden kürzere Fußwurzel als der Europäer. Ein Gorilla zeigte den Index 145,2; ein Schimpanse 113.

Auch die relative Breite des Tarsus nimmt ab. Der Tarsalbreitenindex wird nach der Formel $100 \times \frac{\text{Breite des Tarsus}}{\text{Länge des Metatarsus}}$ gebildet. Je größer dieser Index um so breiter der Fuß und umgekehrt. An Europäern beiderlei Geschlechtes fanden die Verf. den mittleren Index 80,0 (Minimum 75,2 und Maximum 90); Wedda beiderlei Geschlechtes 72,1 (Minimum 66,4 und Maximum 75,7). Beim Schimpanse betrug der Index 58,9, beim Gorilla 70. Die Differenz zwischen dem Fuße des Europäers und des Wedda wird also dadurch bedingt, dass letzterer sich der anthropoiden Gestalt mehr nähert.

In dem Umstande, dass beim Wedda der erste Metatarsus einerseits und die 4 letzten andererseits, etwas mehr einander zugewandt stehen als beim Europäer, wo sie flacher neben einander liegen, zeigt sich eine Annäherung an die Verhältnisse bei den Anthropoiden, bei denen ja die große Zehe den andern viel stärker gegenüber gestellt ist und eine eigene Muskulatur besitzt. Auch dieser Unterschied ist indessen nur quantitativer Art, indem auch am Affenfuß keine Opposition in dem Sinne stattfindet, dass die erste Zehe den andern 4 etwa, wie die beiden Teile einer Zange, diametral gegenüber stände, sondern es ist auch hier vorwiegend der laterale Rand der großen Zehe, welcher zum Festhalten von Gegenständen benützt wird.

Robert Keller (Winterthur).

(Zweites Stück folgt.)

A. Schulz, Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit.

Jena, G. Fischer, 1894. 206 Seiten.

Ein Autor, der das Verlangen hat, sein Werk nicht nur gedruckt zu sehen, der auch gelesen werden will, muss, auch wenn er einen wissenschaftlichen Gegenstand behandelt, in erster Linie die Sprache stilistisch so beherrschen, dass er gelesen und verstanden werden kann. Wir gestehen, dass wir kaum je auf ein naturwissenschaftliches Werk stießen, das in stilistischer Hinsicht so viel zu wünschen übrig ließ, wie das vorliegende. Es ist nicht Uebelwollen und auch nicht Uebertreibung, wenn wir sagen, dass es oft fast unmöglich ist, den Gedanken des Verf. zu erraten, den er in ein verworrenes Konglomerat von Sätzen einschachtelte. Es ist dies um so bedauernswerter, als es den Anschein

hat, dass der Verf. über eine große Summe von Beobachtungen verfügt, dass manche der mit den gegenwärtig zumeist herrschenden Vorstellungen sich nicht deckenden Anschauungen des Verf. der Wirklichkeit näher kommen dürften, als die gewohnten Annahmen.

Der erste Abschnitt wird der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgang der Tertiärzeit gewidmet. Verf. spricht hier den Gedanken aus, dass sich die Gewächse Mitteleuropas bis jetzt durchaus nicht bis zu den ihnen durch ihre Ansprüche und ihre Fähigkeiten gesetzten Grenzen ausgebreitet haben. Sie blieben vielmehr meist hinter diesen ihren absoluten Grenzen zurück. Die Standorte der Grenzpflanzen dürfen also — und der Verf. scheint uns hier das richtige zu treffen — nicht als die Ergebnisse klimatischer Verhältnisse aufgefasst werden. Verf. glaubt vielmehr, dass der Verlauf der Grenzen hauptsächlich auf ein ungleichmäßiges Aussterben einerseits und auf ungleichmäßige und unvollendete Ausbreitung anderseits zurückzuführen sei. Noch heute würden also die Verbreitungsgrenzen der Arten nicht unverrückbare Linien vorstellen, sondern noch in der Verschiebung begriffen sein.

Diese Vorstellung wird nun durch eine Reihe gut ausgewählter Beispiele beleuchtet. Indem das Verbreitungsgebiet einer Reihe bekannter Arten möglichst genau umschrieben wird und innerhalb dieses Gebietes auch auf die Lücken aufmerksam gemacht wird, lässt sich allerdings leicht darthun, dass klimatische Faktoren oftmals absolut ausgeschlossen werden müssen, wenn man dieses Fehlen verstehen will, dass oftmals ebensowenig die Bodenbeschaffenheit als Ursache angenommen werden kann, sondern häufig nur die Art der fortschreitenden Ausbreitung. Dass die Gewächse Mitteleuropas noch nicht bis zu ihrer absoluten Grenze vorgedrungen sind, ist nach der Meinung des Verf. eine Folge der Kürze der seit dem Ausgang der 4. Eiszeit verflissenen Zeit.

Die Thatsache, dass die Gebiete vieler Arten in Mitteleuropa heute mit ungefährrer NO.—SW.-Grenze gegen NW. abschließen hat wiederum durchaus nicht klimatische Gründe, sondern steht mit der Möglichkeit der Wanderung dieser Pflanzen im Zusammenhang. In der postglacialen Zeit waren für viele Pflanzen trockener und sonniger Standorte die Bedingungen für die Ausbreitung im Gebiete der untern Weichsel oder Oder günstiger als z. B. im untern Elbegebiet. Ferner erschwerten, wie sich Verf. vorstellt, bald bedeutendere Höhen, bald dichte mit Waldungen bedeckte Sümpfe und Moore die Einwanderung in das Elbegebiet. Die Bodengestaltungsverhältnisse der verschiedenen Eiszeiten und Interglacialperioden und die durch sie bedingten Wanderstraßen schildert, nebenbei bemerkt, Verf. gelegentlich mit solcher Präzision, dass wohl in diesen Darstellungen der Phantasie eine ebensogroße Rolle zugewiesen ist, wie der wissenschaftlichen Erkenntnis.

Die Ursache für die umgekehrte Verbreitung, die auch nicht fehlt, Abschluss nach NO. mit ungefährr Grenzlinie SO.—NW., erklärt Verf. in folgender Weise. Die bezüglichlichen Pflanzen lebten schon vor der 4. Eiszeit in Mitteleuropa. Während sie in der 4. Eiszeit in dem Gebiete nördlich des Gebirgszuges von den Ostkarpaten bis zum Fichtelgebirge durch die Ungunst des Klimas vernichtet wurden, blieben die meisten von ihnen in den klimatisch begünstigten Gegenden des mittleren und des nördlichen Teiles des westlichen Saalgebietes erhalten. Von hieraus aber war die Wanderung nach Osten sehr erschwert. —

Der zweite Abschnitt befasst sich mit der Ausbreitung der Thermophyten in Mitteleuropa seit dem Ausgang der 4. Eiszeit.

Die Thermophyten folgten in erster Linie den größeren Flüssen. Diese Erscheinung hat ihren Grund nur in ganz untergeordnetem Grade darin, dass das Wasser der Flüsse durch Herabschwemmen der Samen, Früchte oder vegetativen Teile die Ausbreitung vermittelt. Vielmehr ist als wesentlicher Grund der anzusehen, dass in den größeren Fluss-thälern Oertlichkeiten von gleicher Beschaffenheit oftmals ohne irgend welche bedeutendere Unterbrechung aufeinander folgen, dass in vielen Thälern häufig weithin gleichgerichtete Winde wehen, dass Stand-, Strich- und auch Zugvögel lange Strecken vieler großer Thäler regelmäßig durchfliegen, dass also in den größern Thälern viel günstigere Bedingungen für die Ausbreitung durch die bewegte Luft oder die Tiere vorhanden sind, als in den von kleinen Flüssen und Bächen durchschnittenen Gegenden.

Wenn man beobachtet, dass die Besiedelung oft nahe aneinander angrenzender Flussgebiete eine oft außerordentlich ungleiche ist, so sind die Gründe hierfür der Hauptsache nach in lokalen Ursachen zu suchen. Ausgedehnte Waldungen oder Sumpfsgebiete ließen diese Pflanzen nicht durch.

Der letzte Abschnitt ist einer Einteilung Mitteleuropas in Florenbezirke gewidmet, die durch die Thatsache begründet wird, dass die Ausbreitung der Gewächse Mitteleuropas in der Gegenwart noch nicht zum Abschlusse gekommen ist, weshalb fast überall schon auf kurze Strecken auffällige Gegensätze in der Zusammensetzung der Pflanzendecke hervortreten. Neben der genauern Umschreibung der Bezirke wird auch eine Zusammenstellung der jeweiligen charakteristischen Pflanzen eines Bezirkes geboten.

Robert Keller (Winterthur).

In der Mitteilung über Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern (diese Zeitschrift, Bd. XV, S. 21) wurde von dem einen von uns schon kurz angedeutet, dass im Anschluss an die Resultate, die sich durch Anwendung der Golgi'schen Methode und der Methylenblaufärbung dort ergeben hatten, auch entsprechende Untersuchungen bei Trematoden vorgenommen wurden. Es wurde auch schon kurz angedeutet, dass sich, wie ja zu erwarten war, bei den Trematoden hinsichtlich der Sinneszellen und der Muskelfasern den Befunden bei den Bandwürmern entsprechende Verhältnisse ergeben hatten.

Herr Dr. O. Zacharias hatte die Güte dem einen von uns brieflich mitzuteilen, dass er entsprechende Beobachtungen bei *Aspidogaster conchicola* gemacht hat, welche in den Forschungsberichten der biol. Station zu Plön, Teil 3, veröffentlicht sind. Die Befunde bei *Aspidogaster* stimmen vollständig mit dem überein, was wir bei anderen Trematoden ermittelt haben. Wir geben deshalb hier eine kurze Uebersicht über unsere etwas weiter ausgedehnten Untersuchungen, ohne auf die große Litteratur dieses Gegenstandes einzugehen. Dies wird in der in Bälde erscheinenden ausführlichen Arbeit geschehen.

Da bei den Turbellarien die Beziehungen zwischen den Muskelfasern und den sie erzeugenden Myoblasten durchweg einfacher sind, als bei vielen Muskeln der Cestoden und Trematoden, so mag hier kurz auf diese Dinge hingewiesen werden.

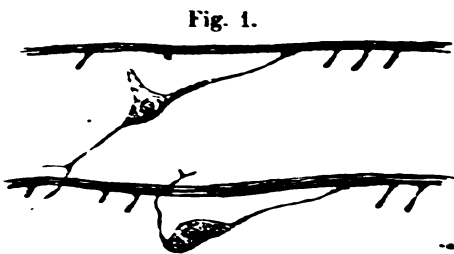


Fig. 1.

Fig. 1. Pharynx von *Gunda ulae*. Zwei Fasern der äußeren Längsmuskulatur mit ihren Myoblasten. Methylenblau. Die Fibrillenstruktur der Muskelfasern tritt in den Präparaten nicht so deutlich hervor wie in der Zeichnung. Hier wird dies durch die Methode der Darstellung bedingt. Dasselbe gilt auch für Fig. 2 und 3.

Fig. 1 zeigt zwei Muskelfasern aus der äußeren Längsmuskulatur des Rüssels von *Gunda ulae* nach Methylenblaubehandlung. Man sieht jede Faser durch einen langen, feinen Protoplasmafaden mit ihrem Myoblasten im Zusammenhang. Von den Myoblasten entspringt noch eine weitere Faser (gelegentlich auch zwei, die in die Tiefe gehen und, wie die entsprechenden Befunde bei Cestoden und Trematoden zeigen, jedenfalls in Nervenstämme eintreten. Gesehen haben wir diese Verbindungen bei den Turbellarien bisher noch nicht. Genau dieselben Verhältnisse lassen sich auch für die anderen Muskelschichten

des Rüssels und für die Körpermuskulatur nachweisen. Bemerkenswert sind die Beziehungen, die sich zu den Muskelverhältnissen der Nematoden und den sog. nematoiden Muskeln bei Oligochaeten ergeben (vergl. dazu Hesse R., Tübinger zool. Arbeiten, Bd. I, Nr. 3, 1894).

Bei den Trematoden wird die Sache dadurch etwas komplizierter, dass ein Myoblast gewöhnlich nicht nur eine, sondern mehrere Muskelfasern erzeugt hat, meist noch mehr als bei den Cestoden.

Fig. 2.

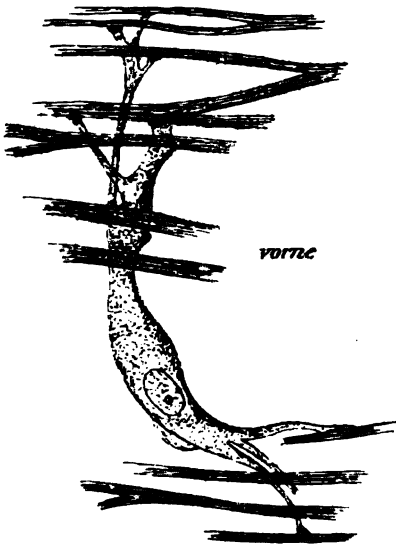


Fig. 3.

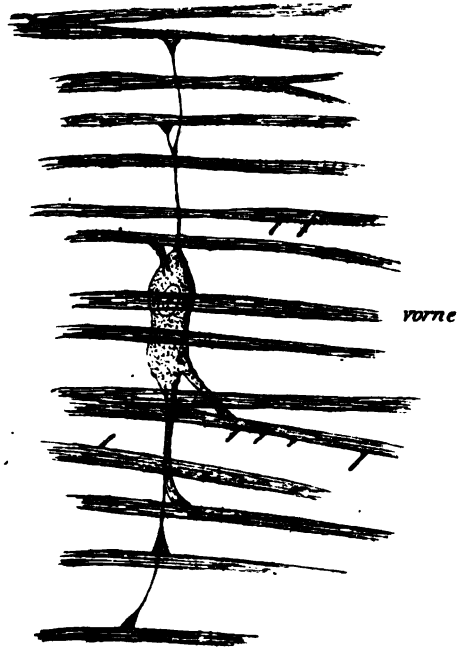


Fig. 2. *Distomum cylindraceum*. Ein Myoblast der Diagonalmuskulatur (links vorne — rechts hinten) der Rückenseite mit den zugehörigen Fasern. Methylenblau.

Fig. 3. *Diplodiscus subclavatus*. Ein Myoblast der Längsmuskulatur mit den zugehörigen Muskelfasern. Ungefähr in der Mitte der Rückenseite. Methylenblau.

Fig. 2 zeigt einen Myoblasten der Diagonalmuskulatur von *Distomum cylindraceum*, der eine ganze Reihe von Fasern erzeugt hat. Sehr elegante Präparate ergaben einige Exemplare von *Diplodiscus subclavatus* (Fig. 3).

Nicht selten gelang es uns nachzuweisen, dass auch von diesen ansehnlichen Myoblasten, Fasern entspringen, die in Nervenstämme eintreten (Fig. 4 bei +). Zacharias hat dasselbe für die Myoblasten der Dorsoventralmuskeln bei *Aspidogaster* nachgewiesen. Wo wir bei den von uns untersuchten Arten Färbungen der Dorsoventralmuskeln

Auch die Ring- und Längsfasern des Darmkanales besitzen ähnliche Myoblasten, die durch einen kurzen und ziemlich breiten Fortsatz mit dem kontraktilen Teile verbunden sind.

Die hier geschilderten Myoblasten sind die längst bekannten großen Zellen, die im Körper der Trematoden zerstreut sind, die schon so oft beobachtet wurden und zu verschiedenen Deutungen Veranlassung gegeben haben. Auch die großen Zellen der Saugnäpfe sind nichts weiter, wie solche Myoblasten, wie in der ausführlichen Abhandlung genauer dargelegt werden soll.

Bemerkt soll noch werden, dass wir in den zahlreichen Präparaten der verschiedensten Formen, die wir durchgemustert haben, niemals gefunden haben, dass ein Myoblast in das Gebiet des anderen übergreift. Alle Fasern eines gewissen Bezirkes gehören zu einem Myoblasten und erweisen sich auch dadurch schon als zusammengehörig, dass zwischen ihnen gelegentlich zahlreiche Verbindungen vorkommen, während solche zwischen den dicht nebeneinander liegenden Fasern

Fig. 4.

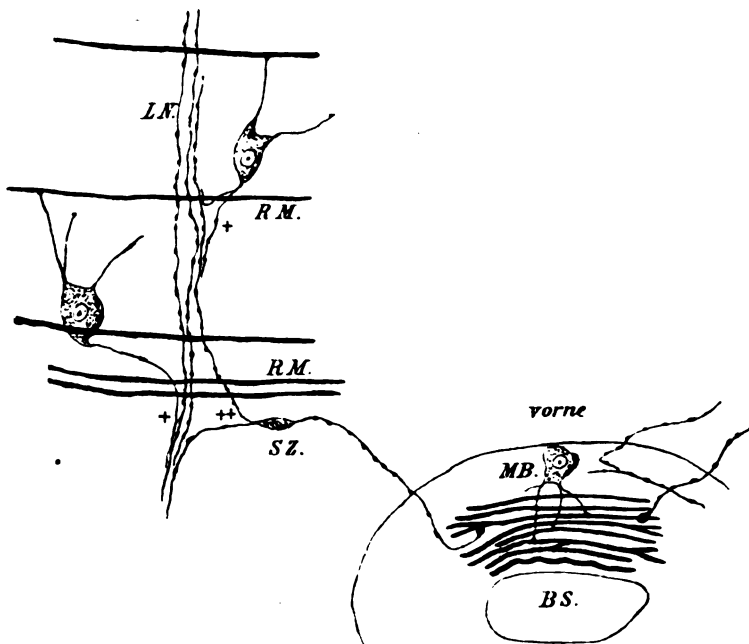


Fig. 4. *Cercariaeum* aus *Helix hortensis*. Ventralseite vor dem Bauchsaugnapf. Methylenblau.

BS = Bauchsaugnapf. RM = Ringmuskeln des Körpers. LN = Ventraler Längsnervstamm. In diesen treten bei + Fortsätze der Ringmuskelmio-
blasten ein; bei ++ solche einer im Bauchsaugnapf endigenden Sinneszelle.

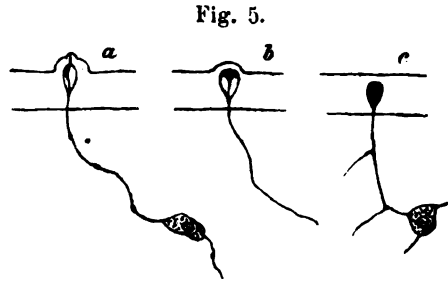
Mb = Myoblast der Ringfasern des Saugnapfes. SZ = Sinneszelle.

verschiedener Myoblasten vollständig fehlen. Wie Zacharias, so haben auch wir fast regelmäßig eine deutlich fibrilläre Struktur der einzelnen Muskelfasern gesehen.

Sowohl nach der Golgi'schen Methode als auch mit Methylenblau gelang es uns Sinneszellen von demselben Typus, wie sie in der oben angezogenen Mitteilung für verschiedene Cestoden beschrieben wurden, nachzuweisen. Diese sind über den ganzen Körper verbreitet, in größter Zahl natürlich in den Saugnäpfen. Besonders der Mundsaugnäpf, der ja auch hauptsächlich als Tastapparat funktioniert, ist sehr reichlich damit ausgestattet.

Fig. 5. *Cercariaeum* aus *Helix hortensis*. Drei Sinneszellen aus dem Mundsaugnäpf. Bei *a* sieht man das dem Endbläschen aufgesetzte Stifchen; bei *b* die nagelkopfartige Verbreiterung der Faser in dem Endbläschen; bei *c* ist das Endbläschen ganz dunkelblau gefärbt, was gewöhnlich der Fall ist.

Methylenblau.



Einzelne solche Sinneszellen sind in Fig. 5 dargestellt. Man sieht von der in der Tiefe gelegenen Zelle eine feine Faser nach der Cuticula aufsteigen, in einen in der Cuticula liegenden birnförmigen Hohlraum eindringen und hier mit einer nagelkopfähnlichen Platte enden. Nicht selten erhebt sich über dem Endbläschen die Cuticula zu einem kleinen Hügel. Sehr häufig beobachteten wir, auf dem Endbläschen aufsitzend, ein kleines mit Methylenblau scharf sich färbendes Stifchen. Dasselbe wurde, wie früher mitgeteilt, auch bei Cestoden beobachtet und wird wohl regelmäßig vorkommen. Dass es nicht immer sichtbar ist, kommt wohl daher, dass es in vielen Fällen ungefärbt bleibt. Nach unten zu entsenden die Sinneszellen eine Faser, die — häufig sich gabelnd — in Nervenstämmchen (Fig. 4 ++), bei dem Mundsaugnäpf direkt in das Cerebralganglion eintritt.

Freie Nervenendigungen, wie bei *Ligula*, konnten wir bei den Trematoden bisher noch nicht mit Sicherheit nachweisen.

Auch für die Innervierungsverhältnisse der Saugnäpfe leistet die Methylenblaumethode vorzügliches. Es zeigt sich, dass in jeden Saugnäpf zweierlei Nervenstämme eintreten: sensible und motorische. Die ersteren bestehen aus den zentralen Fortsätzen der Sinneszellen, die letzteren stehen mit einem in der Muskulatur des Saugnapfes liegenden Nervenplexus in Verbindung. Auch im Pharynx findet sich ein solcher, in der Muskulatur liegender Plexus. Bezüglich des genaueren müssen wir auf die ausführliche Darstellung verweisen, da diese Dinge

ohne zahlreiche Abbildungen sich nicht in der wünschenswerten Deutlichkeit darstellen lassen.

Rostock, den 21. Januar 1895.

Zur Phylogenie der Gastropoden.

Von Dr. J. Thiele.

Litteratur.

- [1] Bouvier, Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches Ann. Sc. nat. Zoologie, VII, 3, 1887.
- [2] Dall, Report on the results of dredging — in the gulf of Mexiko and in the Caribbean sea by the — steamer „Blake“. 29. Report on the *Mollusca*. Pt. 2. *Gastropoda* and *Scaphopoda*. 1889.
- [3] Derselbe, The phylogeny of the *Docoglossa*. Proc. Acad. N. Sc. Philad. 1893.
- [4] Grobben, Zur Morphologie des Fußes der Heteropoden. Arb. Inst. Wien 7, 1887.
- [5] Haller B., Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I, II. Morph. Jahrb. 9, 11.
- [6] Derselbe, Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die königl. italien. Korvette „Vettor Pisani“. I—IV. Morph. Jahrb. 14, 16, 18, 19.
- [7] Derselbe, Studien über docoglossa und rhipidoglossa Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken unter einander. Leipzig 1894.
- [8] Koken, Ueber die Entwicklung der Gasteropoden vom Cambrium bis zur Trias. N. Jahrb., Mineral., Geol. u. Paläont., 6. Beil.-Bd., 1889.
- [9] Pelseneer, Recherches sur divers Opisthobranches. 1894.
- [10] Plate, Zool. Studien an der chilenischen Küste. IX. Ueber *Crepidula adolphei* Less. und *Crucibulum ferrugineum* Rv. Sitzungsber. Ak. Berlin 1894.
- [11] Thiele, Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. wiss. Zool., 49, 1890.
- [12] Troschel-Thiele, Das Gebiss der Schnecken.

Die ausgezeichneten Arbeiten Béla Haller's über die Morphologie der Prosobranchier haben vor Kurzem [7] einen gewissen Abschluss erhalten, daher mag es gegenwärtig der geeignete Zeitpunkt sein, in Kürze einige Punkte zu besprechen, welche in den bezeichneten Arbeiten nicht unbedingt richtig oder zweifellos unrichtig sind, um dadurch den Ueberblick über die Errungenschaften, welche die Wissenschaft den genannten Abhandlungen verdankt, zu erleichtern.

Mit einigem Bedauern habe ich bemerkt, dass Haller auch in der letzten Arbeit eine Anzahl von Publikationen, welche für den Gegenstand von Bedeutung waren, übersehen hat; dieselben würden sicher in Heidelberg ohne große Schwierigkeit aufzutreiben gewesen sein. Zunächst ist es ein Werk von Dall [2], in dem sich nicht nur

einige, allerdings ziemlich dürftige Angaben über den Weichkörper (u. a. das Epipodium, die Kiemen, die Augen) und die Radula von zwei *Pleurotomaria*-Arten finden, sondern auch die leider zumeist auf Vermutungen gegründete Behauptung, dass *Propilidium* nicht zwei Nackenkiemen, sondern nur eine besitze — außerdem noch andere wichtige Punkte. Es sei mir auch gestattet, auf meine Bearbeitung der Radula von Docoglossen und Rhipidoglossen [12] hinzuweisen, in der ich einige phylogenetische Angaben gemacht habe; jedenfalls würde die Einteilung der Docoglossen zu beachten gewesen sein.

Haller betrachtet von den zwei Gruppen der Docoglossen, aus denen er verschiedene Formen untersucht hat¹⁾, den Patelliden und Acmaeiden oder Cyclobranchen und Monobanchen die letzteren als ursprünglicher. Dem gegenüber haben Dall die Lepetiden, von denen Haller nichts in Händen hatte, ich dagegen die Patelliden für die Ausgangsformen erklärt, so dass nun jede der drei Gruppen als die ursprünglichste angesehen worden ist. Hauptsächlich hat die Nackenkieme diese Ansicht Haller verursacht, indem er dieselbe — übrigens in Uebereinstimmung mit einigen anderen Zoologen — für homolog mit der linken Kieme der Fissurelliden hält; das nach Haller's Ansicht zweikiemige *Propilidium* soll beweisen, dass die ältesten Docoglossen noch beide Kiemen besitzen. Mir scheint, dass wir *Propilidium* vorläufig ganz außer Betracht lassen sollten, bis es genau untersucht sein wird; nach der Radula gehört es unzweideutig zu den sonst kiemenlosen Lepetiden.

Haben wir nun wirklich die Nackenkieme der Acmaeiden für homolog mit der linken Kieme der Zygobanchier und der einzigen der Trochiden zu halten? Mir scheint die Frage verneint werden zu müssen. Bei einigen Patelliden haben wir nicht bloß zwei Kiemensinnesorgane, sondern auch zwei deutliche Rudimente der Kiemen selbst, nach Dall besonders bei *Ancistromesus* als solche auffallend, bei anderen bilden sich diese allmählich zurück und ähnlich sind sie bei den Acmaeiden, wo der einfachere Bau als weitere Rückbildungserscheinung aufzufassen ist. Jedenfalls ist das zweifellos, dass die Docoglossen von zygobanchen Formen abstammen.

Die Kieme von *Acmaea* liegt nun weit entfernt von dem linken Kiemensinnesorgan, in dem sie vom Mantel entspringt und ihre Muskeln sich an die Schale heften, während letzteres dem Nacken aufsitzt (daher ist die Bezeichnung Nackenkieme eigentlich unrichtig und irreführend).

1) Leider ist hier wahrscheinlich eine falsche Bestimmung mit untergelaufen: Haller beschreibt eine Art der Monobanchen als *Scutellina galatea*, die Gattung *Scutellina* (mit der genannten Art) gehört aber nach der Radula, wie Dall und ich nachgewiesen haben, zu den Rhipidoglossen in die Nähe von *Neritina*.

mir ist es durchaus wahrscheinlich, dass die Docoglossen ursprünglich beide Kiemen verloren haben und dass die Monobranchen sekundär eine solche erwarben, die zwar eine gewisse Aehnlichkeit mit der von Rhipidoglossen zeigt, aber doch im Bau nicht unwesentlich verschieden ist und „in einer für die Prosobranchen ganz fremdartigen Weise“ in der engen Mantelhöhle liegt, wie Haller sagt, da sie nur mit der Basis befestigt ist. Veranlassung zur Rückbildung der beiden ursprünglichen Kiemen hat die Ausbildung der Kranzkieme gegeben, die natürlich zuerst neben den ersteren vorhanden war; in ähnlichem Sinne sagt auch Haller, dass die Mantelrandvene und ihr Zusammenhang mit dem Vorhofe schon bei den „bibranchen“ Formen der Docoglossen vorhanden gewesen ist.

Bei Patelliden hatte ich ein paar Sinnesstreifen, die vom Nacken ausgehen und um die Fußretraktoren herum nach hinten verlaufen, als Teile der Kiemensinnesorgane aufgefasst. Haller bestätigt ihr Vorkommen, behauptet aber, dass dieselben von den Pedalsträngen aus innerviert werden. Daraufhin habe ich an *Patina pellucida* diese Verhältnisse von Neuem studiert und Folgendes gefunden:

- 1) Haller's Angabe ist unrichtig; jeder Sinnesstreifen wird vielmehr von einem Nerv versorgt, der unmittelbar vor dem großen Mantelnerv aus dem Pleuralganglion entspringt.
- 2) Das Epithel wird nach der Mitte hin immer niedriger und jeder Streifen ist daher zwar bis in die nächste Nähe der Nackenpapillen zu verfolgen, doch ist ein wirklicher Zusammenhang mit dem Sinnesepithel der letzteren zweifelhaft.
- 3) Auf der linken Seite geht von dem Kiemenganglion seitlich ein starker Nerv ab, der sich nach oben in den Mantel wendet, an dessen Unterseite er dann schräg nach vorn verläuft; dieser Nerv ist gleichfalls von einem Streifen sensiblen Epithels begleitet.

Um die Bedeutung dieser Verhältnisse verständlich machen zu können, muss ich zunächst beschreiben, wie sie bei Zygobranchiern liegen, von denen ich besonders *Haliotis* untersucht habe. Das eigentliche Kiemensinnesorgan zieht auf der linken Seite nach hinten bis zum Kiemenganglion, das an der Stelle, wo es in das Connectiv zum Supraintestinalganglion übergeht, einen Mantelnerv entsendet, eigentlich ist dieser aber dem Kiemenganglion nur angelagert. Ein anderer Mantelnerv entspringt bekanntlich direkt vom Pleuralganglion. Vom Hinterende des hohen Epithels, welches das eigentliche Kiemensinnesorgan darstellt und welches vom Kiemenganglion innerviert wird, geht nun ein Streifen eines zwar erheblich niedrigeren, aber deutlichen Sinnesepithels aus, das vorn um den Fußretraktor herum biegt und sich außen und innen von diesem eine Strecke weit nach hinten fortsetzt, außen dicht unter dem schmalen Mantelrande. Innerhalb von

diesem Sinnesstreifen liegt der vom Pleuralganglion entspringende Mantelnerv, der jedenfalls das sensible Epithel innerviert. Ähnlich verhält es sich auf der rechten Seite. Bei *Emarginula elongata* Costa sind diese Sinnesstreifen nur schwach ausgebildet.

Vergleicht man dieses bisher unbekannte Verhalten mit dem von *Patina*, so ergibt sich die größte Uebereinstimmung, hier wie dort haben wir jederseits einen um die Fußretraktoren herumziehenden Streifen von Sinnesepithel, welcher in der Nähe oder direkt vom *Osphradium* entspringt und vom Mantelnerv aus innerviert wird, denn den beschriebenen Nerv von *Patina* kann man als Abzweigung des Mantelnervs ansehen. Der vom Kiemenganglion abgehende Nerv auf der linken Seite von *Patina* ist dem anderen Mantelnerv von *Haliotis* homolog. Weil dieser dem Kiemennerv der Acmaeiden entspricht, so ergibt sich wiederum ein Grund für die Annahme, dass die Kieme dieser Docoglossengruppe nicht der linken von *Haliotis* homolog, sondern eine Neubildung vom Mantel aus ist.

Wenn demnach den Sinnesstreifen der Patelliden homologe Bildungen bei den Zygobranchiern vorhanden sind, so sehe ich darin in Verbindung mit dem Umstande, dass solche bei Acmaeiden und Lepetiden fehlen, einen schwerwiegenden Grund für meine Auffassung, dass die Patelliden die primitivsten Docoglossen sind.

An Haller's Beschreibung des Nervensystems von Patelliden sind einige Punkte bedenklich. Die „inneren gangliösen Fortsätze der Cerebralganglien“ sollen bei Acmaeiden nicht, wie bei Patelliden durch eine Kommissur verbunden sein: auch bei den letzteren soll diese Verbindung nur eine „scheinbare“, keine wirkliche Kommissur sein. Dazu bemerke ich zunächst, dass ich diese „Labialkommissur“ oder untere Schlundkommissur bei Vertretern aller drei Docoglossen-Familien gefunden habe, daher ist ihr Vorkommen bei sämtlichen Docoglossen wahrscheinlich. Außerdem habe ich vor Jahren die entsprechende Kommissur bei *Haliotis* beschrieben [11] und Bouvier hat dieselbe bei einer Reihe anderer Gastropoden gesehen. Haller meint zwar, dass richtige Kommissuren immer konstant sind, daher wäre das Vorkommen dieser Labialkommissur im einen Falle, ihr Fehlen im andern unerklärlich; trotzdem muss ich betonen, dass dieselbe bei *Haliotis* ein gangliöser Strang mit verdickten Seitenteilen ist, und dass damit einerseits die Verhältnisse bei Chitonon, andererseits bei Docoglossen auf Beste übereinstimmen. Bei den höheren Gastropoden bildet sich diese Kommissur ebenso zurück, wie die zahlreichen Verbindungen der Pedalstränge, von denen bei fortschreitender Konzentration am Vorderende nur die vorderste erhalten bleibt; ähnlich bleiben ja auch die Cerebralganglien, indem sie sich über dem Schlunde immer mehr einander nähern, durch die obere Schlundkommissur in Zusammenhang. Cerebral- und Pedalganglien verhalten sich demnach ganz ähnlich.

Hier komme ich nun auf einen weiteren Punkt, der in Haller's Arbeiten zu berichtigen ist. Soviel aus seinen Angaben zu entnehmen ist, hält dieser Forscher die untere Schlundkommissur von Chitonen für homolog mit der „vorderen Querfaserung“ der Pedalstränge bei Gastropoden, daher rühren jedenfalls seine Angaben, dass von hier aus die Subradularnerven ausgehen und dass die Pleuralganglien die Ursprungsstellen der Konnektive zu den vorderen Eingeweideganglien sind. Auch hierbei kann ich Haller den Vorwurf nicht ersparen, die Litteratur nicht genügend beachtet zu haben.

Ich habe in der schon erwähnten Arbeit [11], die Haller selbst einmal zitiert hat, nachgewiesen, dass die untere Schlundkommissur von *Haliotis* genau wie bei *Chiton* die Konnektive zu den vorderen Eingeweideganglien und ein paar Nerven in die Subradulargegend entsendet; zudem ist die Lage in beiden Fällen genau dieselbe. Hat Haller diesen Nachweis nicht gekannt oder hält er ihn für so thöricht, dass er glaubte, kein Wort darüber verlieren zu dürfen? Haller's Figur 66 (5, II) ist mir zwar bekannt, doch kann ich nach meinen Befunden nur einen Irrtum, vielleicht dadurch veranlasst, dass er die Teile herauspräpariert und dabei irgendwie die Einzelheiten verwechselt hat, annehmen. Ein Ausgehen der Buccalkonnektive von den Pleuralganglien ist weder theoretisch wahrscheinlich, noch aus meinen Befunden zu erschließen.

Haller wirft zur Bekräftigung seiner Ansicht einen Seitenblick auf die Dentalien (7, p. 153 Anm.): „In dem Verhalten, dass die Kommissuren zu den vorderen Eingeweideganglien direkt von den Pleuralganglien abgehen, erblicke ich eine Bestätigung meiner Angabe, nach welcher die Kommissuren ihren Ursprung in den Pleuralganglien haben und bei den Prosobranchiern sich bloß sekundär den Cerebralganglien anlagern“. Ich weiß nicht, woher Haller diese Kenntnis hat, Plate hat jedenfalls keine derartige Angabe gemacht und meine Darstellung ist ganz verschieden. Im Interesse der Wahrheit muss ich auch hier Haller's Freude zerstören. Die Sache liegt vielmehr so: von den Cerebralganglien geht eine untere Schlundkommissur aus, welche den Rüssel innerviert, und von dieser treten die Konnektive zu den vorderen Eingeweideganglien und die zu den Subradularganglien ab, so dass auch in dieser Hinsicht alles eher als eine Bestätigung von Haller's Ansicht herauskommt.

Nunmehr einige Worte über das Subradularorgan! Ein solches hat Haller bei Docoglossen zwar nicht beschrieben, aber seine Ganglien und Nerven dargestellt. Auch hier ist die Sachlage ziemlich merkwürdig. Als Haller dieses Sinnesorgan von *Chiton* beschrieb, meinte er, es schiene auch bei *Patella coerulea* vorzukommen, doch hatte er keine näheren Erfahrungen darüber; später gibt er an, dass das Organ bei *Fissurella* fehlt, vermutet aber auch hier, dass es „vielleicht — bei

Patellen anzutreffen sein wird“ (5, I, p. 80). Bei anderer Gelegenheit drückt er sich viel bestimmter aus (6, II, p. 275—276 Anm.), er habe „ausdrücklich mitgeteilt, dass ein solches Subradularorgan allen (!) Patellen zukommt“¹⁾. Darnach wäre also an dem Vorhandensein des Organs bei Patelliden kein Zweifel gestattet. Ich habe nun auch hierauf mehrere Schnittserien von verschiedenen Docoglossen durchgesehen und muss darnach mit aller Bestimmtheit die Behauptung aufstellen: ein Subradularorgan fehlt den Docoglossen vollständig, trotz Haller's Vermutungen und trotz seiner Darstellung der Nerven und Ganglien. Wirklich beobachtet ist es bisher nur bei Chitonon und bei Scaphopoden und es dürfte überhaupt allen Gastropoden fehlen.

Endlich kann ich nicht umhin, auch bezüglich der Innervierung der Buccalmuskulatur Haller entgegenzutreten; ich habe (11, p. 402) bei *Haliotis* jederseits einen Nerv vom vorderen Eingeweideganglion sich in der Buccalmuskulatur verzweigen gesehen und einen anderen, der von dem Konnektiv dieses Ganglions in die Muskulatur tritt, beobachtet. Wenn ich von dem ersteren damals schrieb, dass er möglicherweise auch den Kropf und das Peritoneum innervieren könnte, so bin ich darin lediglich Haller's Autorität gefolgt, ich selbst habe von solchem Verhalten keine Spur gesehen. Dieser Nerv versorgt die Zungenmuskulatur, der vom Konnektiv dagegen die vom Kiefer ausgehende Muskelmasse.

Wie ich schon hervorhob, ist das Vorhandensein der „Nackenkiele“ bei den Monobranchen der Hauptgrund für Haller's Annahme, dass die Cyclobranchen phyletisch höher stehen, indem diese Kieme trotz ihrer Verschiedenheiten in Bau und Anheftung für homolog mit der von Trochiden gehalten wird. Dass sie dieser nicht homolog, sondern vielmehr eine Neubildung vom Mantel her ist, scheint mir auch aus dem Verhalten der Kiemenvene und der Mantelrandvene zum Vorhofe hervorzugehen: während sonst die Kiemenvene immer das in den Vorhof mündende einzige oder doch Hauptgefäß ist, ist sie hier nur eine Abzweigung des Mantelgefäßes, und dieses ist offenbar das bedeutendere und wahrscheinlich primäre von beiden. Auf die große Bedeutung der Mantelatmung hat auch Haller hingewiesen, bei den Acmaeiden wird nach seiner Angabe nur „ein kleiner Teil (des Blutes) — direkt in die Kiemenarterie befördert“. Einige andere Organe, die Haller zur Stütze seiner Auffassung herbeizieht, sind noch weniger beweisend, so scheint mir das Verhalten der Mantelstränge eher für das Gegenteil zu sprechen; dieselben sind bei den Cyclobranchen unregelmäßig, stellenweise sehr verdickt und mit peripheren Ganglien-

1) Dass Haller damals Bouvier's richtige Darstellung vom Schlundringe der Patellen missverstanden hat, ist ihm jetzt wohl klar geworden; er scheint die „Lippenganglien“ für die Subradularganglien gehalten zu haben.

knoten verbunden, bei Monobranchen ziemlich gleichmäßige Stränge. Gewöhnlich ist doch ein unregelmäßiger Plexus ein Vorläufer regelmäßiger Ganglienstränge. Dass diese Mantelstränge den Seitensträngen der Chitonen homolog sind, scheint Haller selbst doch wohl etwas bedenklich und ich denke, dass eine solche Homologie sogar sehr unwahrscheinlich ist, wenn man den Docoglossen die richtige Stellung in der Reihe der Prosobranchier anweist.

Der Darmtrakt der Docoglossen im Ganzen, wie in Einzelheiten ist für die Phylogenie nur mit großer Vorsicht zu verwenden, da sein Verhalten keiner bestimmten Entwicklung zu folgen scheint, bei *Scurria* findet ihn Haller so stark gewunden, wie bei keiner anderen Gattung, bei *Ancistromesus* aber (einer ziemlich großen Art) unter den Cyclobranchen am kürzesten; die „Vorderdärmerweiterung“ (warum nicht die kürzere Bezeichnung Kropf?) ist bei *Patella coerulea* viel stärker entwickelt als bei der ganz nahe verwandten *Patella vulgata*.

Die rechte Niere der Cyclobranchen ist zwar größer, aber doch unzweifelhaft einfacher, als die der Monobranchen nach Haller's Darstellung. Was den Zusammenhang der rechten Niere mit dem „Cölom“ bei den letzteren betrifft, so hat Haller sicherlich einen Teil der Niere für das Cölom gehalten. Im Allgemeinen muss ich nach meinen Befunden überhaupt das Vorhandensein eines Cöloms, d. h. einer echten sekundären Leibeshöhle, bei Gastropoden bestreiten, kann hier allerdings ohne ausführliche Beschreibung und bildliche Darstellung von Einzelheiten diese Behauptung nicht näher begründen.

Haller teilt die Patelliden oder Cyclobranchen in die zwei Gruppen der Patelliformen und Nucelliformen; hätte er meine Radulaarbeit gekannt, so hätte er darin eine ähnliche, allerdings nicht ganz mit der seinigen zusammenfallende Einteilung gefunden. Ich habe eine Unterfamilie: *Patellinae* mit drei Zwischenplatten auf der Radula von der der *Nacellinae* mit zwei Zwischenplatten unterschieden; zu den letzteren gehören die drei Gattungen *Nacella*, *Patinella*¹⁾ und *Helcioniscus*, zu den ersteren alle übrigen Cyclobranchen, von denen *Helcion*, *Patinastra* und *Potina* als Uebergangsformen zu den *Nacellinae* hinführen. Der Drüsenstreifen am Fuße ist nicht für die *Nacellinae* charakteristisch, da er bei *Patina* und *Patinastra*, aber nicht bei *Helcioniscus* vorkommt. Eine andere Entwicklungsreihe der Cyclobranchen geht wie die bezeichnete gleichfalls von *Ancistromesus* aus und führt durch *Patellides* und *Patellastra* zu *Patella*, während *Patellona*, *Olana* und *Cymbula* Abzweigungen darstellen.

1) Diese Gattung enthält diejenigen Formen, die Haller zu den Nucelliformen rechnet, die aber „heute noch zur Gattung *Patella* gestellt werden“, wie er fälschlich annimmt; der Typus ist *Pat. magellanica* Gm.

Darin stimme ich Haller bei und habe es auch zur Genüge hervorgehoben, dass die *Nacellinae* zu den Monobranchen hinführen, die *Radula* spricht sehr wohl für eine solche Annahme. Wenn es sich nun aber um die Frage handelt, welche der beiden Gruppen ursprünglicher ist, so kann ich meine auf die Radulaverhältnisse gegründete Ansicht, dass die *Patellinae* und unter ihnen *Ancistromesus* die primitivsten sind, wegen Haller's Begründung unmöglich aufgeben. Diese stützt sich auf die Beschaffenheit der Kiemenblättchen und erklärt die am Grunde eingeschnürten Blätter von *Nacella* für einfacher und daher ursprünglicher. Ich kann nicht einsehen, was etwa dagegen sprechen könnte, dass eine solche Ausbildung der Kranzkieme, wie sie *Ancistromesus* zeigt, am primitivsten ist; hier sind nach Haller die Blättchen höchst variabel geformt, mit weiter Basis, ohne „Kiemenblattherz“, der Randkanal manchmal geteilt, überhaupt offenbar noch nicht so bestimmt geregelt, wie bei den meisten anderen Gattungen, und namentlich die eingeschnürte Basis und die damit zusammenhängende größere Selbständigkeit der Blättchen bei *Nacellen* halte ich sicher für ein Zeichen höherer Ausbildung.

Bei den meist kleinen Monobranchen werden nach Entwicklung der Nackenkieme die Mantelkiemen überflüssig und bilden sich zurück. Haller hat, wie vor ihm Dall, namentlich bei *Scurria* deutliche Rudimente derselben wahrgenommen, während mir das früher an einem allerdings nicht eben gut konservierten Exemplar von *Scurria scurra* nicht möglich war. Natürlich sieht Haller diese Rudimente auf Grund seiner ganzen Anschauung als die ersten Schritte zur Ausbildung der Kranzkieme an.

Bei den noch kleineren Abranchen oder Lepetiden genügt jedenfalls die einfache Hautatmung und es verschwinden alle Respirationsorgane, vermutlich mit einziger Ausnahme von *Propilidium*, das, wie erwähnt, nach Dall eine Nackenkieme besitzt.

Wie ich schon hervorhob, hat Dall die Lepetiden für die primitivste Docoglossengruppe erklärt und seine Auffassung noch neuerdings gegen mich verteidigt [3], ohne indessen durchschlagende Gründe beibringen zu können. Dass der Verlust der Augen und der Kiemen Degenerationserscheinungen sind, meint er selbst, auch die Tentakel am Munde sind gewiss nichts primitives. Dass die Seitenplatten der *Radula* bei Patellen „not-with the individuality and completely chitinous nature which is found in the corresponding teeth of *Lepetidae*“ auftreten, bestreite ich ganz entschieden, und namentlich die Zwischenplatten der Lepetiden sind im Vergleich zu denen der Patelliden so bestimmt als sekundär modifiziert zu bezeichnen, dass das Verhalten der *Radula*, wie mir die meisten Morphologen zugeben werden, sicher nicht für Dall's Ansicht spricht, der übrigens selbst (2, p. 436) geschrieben hat: „the radula is somewhat less primitive“ als bei Acmæiden,

die „a rather primitive dentition“ haben sollen¹⁾. Es bleibt nur noch der Punkt übrig, welchem Dall das Hauptgewicht beizulegen scheint, dass die Schale von *Propilidium* einen „Spiralnukleus“ hat, worin Dall ein primitives Verhalten erblickt. Soviel ich an einer *Propilidium*-Schale sehen kann, ist die Spitze nicht etwa eine Schraubenspirale, sondern einfach in der Medianlinie etwas nach hinten eingerollt. Namentlich wenn man den Zweig der Docoglossen an *Emarginula*-ähnliche Formen anschließt, so liegt überhaupt kein Grund vor, bei ihnen nach einer Schraubenspirale zu suchen, und das Verhalten der *Propilidium*-Schale kann meiner Meinung nach überhaupt keinen Anspruch auf Ursprünglichkeit erheben, wie ja auch die meisten lebenden Arten der Gattung *Emarginula* sich nicht durch Höhe des Gehäuses auszeichnen, vielmehr *Puncturella* eine gewisse Ähnlichkeit in der äußern Form und dem innern Septum mit *Propilidium* zeigt, eine Ähnlichkeit, die aber mit genügendem Grunde als kein Zeichen von Verwandtschaft gelten darf. Wollte man der bezeichneten Auffassung Dall's aber wirklich beipflichten, so wäre dies noch immer der einzige Grund für seine Ansicht; davon dass „we find therefore in *Lepetidae* the greatest number of archaic characters“, kann im Ernst nicht die Rede sein.

Was nun die Herleitung der ganzen Gruppe der Docoglossen anlangt, so ist Haller der Ansicht, dass diese sich schon sehr früh von den übrigen Gastropoden abgezweigt habe, allerdings aber doch von Formen mit Spiralschale und gedrehter Visceralkommissur. Richtig ist jedenfalls, dass die ältesten Gastropoden diese Eigenschaften besaßen, doch halte ich dafür, dass die Abzweigungsstelle der Docoglossen vom Stamme der Rhipidoglossen nicht so tief liegt, ich suche dieselbe zunächst der Gattung *Emarginula*, welche unter den „Dicranobranchiern“ Grays die ursprüngliche sein dürfte. Der Einschnitt der Schale bildet sich schon innerhalb der Gattung zurück (z. B. *Emarg. obovata* A. d.), *Parmophorus* hat an seiner Stelle nur eine flache Bucht und *Clypidina notata* L. keine Spur davon, also ein völlig patellenförmiges Gehäuse. Ich will nun allerdings nicht behaupten, dass gerade diese Formen zu den Patelliden hinüberführen, zumal da ich die Organisation von *Clypidina* nicht kenne, aber in ähnlicher Weise und aus ähnlichen Formen dürften die Docoglossen hervorgegangen sein. Zwischen diesen und den Dicranobranchiern bestehen jedenfalls mehrere wichtige Uebereinstimmungen, außer Mantel, Form und Struktur der Schale, Schalenmuskel und Fuß deuten die Nackenpapillen der

1) Dall wirft mir vor, ich hätte seinen Ausdruck „the Acmaeidae are the most typical forms“ falsch übersetzt: sie wären „die primitivsten Formen“; nachdem ich seine Ausführung nochmals gelesen, muss ich sagen, dass ich dieselbe auch jetzt kaum anders deuten kann, ihr Sinn ist mindestens unklar ausgedrückt.

Patellen wie erwähnt auf die Abstammung von Zygobranchiern mit symmetrischer Mantelhöhle, bei Fissurellen und Docoglossen ist die linke Niere rudimentär, ohne Zusammenhang mit Keimdrüse und Pericard, während die rechte mit diesen beiden in Verbindung steht. Dieser Uebereinstimmung lege ich umsomehr Gewicht bei, als bei den meisten übrigen Prosobranchiern die Nieren wesentlich anders beschaffen sind; Pelseneer ist der Ansicht [9], dass die linke Niere bei Trochiden, indem sie den Zusammenhang mit dem Perikardium beibehält, als solche erhalten bleibt, während die rechte nur in Verbindung mit der Keimdrüse steht und allmählich ihre exkretorische Funktion aufgibt, um lediglich als Ausführungsgang der Keimdrüse weiter zu dienen. Ich muss dem vollkommen beistimmen, da ich mich überzeugt habe, dass bei *Haliotis* rechts vom Enddarm nur die Urinkammer der rechten Niere liegt, und ähnlich bei *Gibbula*, wo die linke Niere verhältnismäßig größer als bei *Haliotis* ist und an ihrer linken Seite auch eine Andeutung der „Nephridialdrüse“ zeigt. Haller's Beweisführung, dass die einzige Niere der höheren Gastropoden der rechten von Fissurelliden und Docoglossen homolog ist, muss ich als gänzlich verfehlt bezeichnen. Diese Tiere zeigen auch in den Nierenverhältnissen ganz abweichende und keineswegs primitive Zustände. Bei *Cemoria* (= *Puncturella*) sollen nach Haller noch beide Nieren mit dem Perikard und den Keimdrüsen zusammenhängen, so dass erst in der Reihe der Fissurelliden die linke Niere der Rückbildung anheimfiele, das stimmt aber durchaus nicht zu dem Verhalten, wie ich es bei *Emarginula* finde, bei welcher die linke Niere äußerst klein und rudimentär, die rechte dagegen ungemein ausgedehnt ist. Wie bei Docoglossen findet sich auch bei Fissurelliden ein Ringnerv im Mantel und der letztere scheint auch zur Unterstützung der Kiemenatmung verwendet zu werden.

Haller meint, dass „die scheinbar gleichen Einrichtungen“ — im Besondern das Verhalten der Nieren — von beiden Gruppen selbständig erworben sind; mir scheint doch, dass man das nicht ohne zwingende Gründe annehmen sollte, und solche hat Haller sicher nicht beigebracht. Er sagt zwar: „Wir müssen — für die Docoglossen wegen ihrer vielen primitiven Einrichtungen, die älteren Datums sind als die ähnlichen ältester Rhipidoglossen, annehmen, dass sie von einer älteren Form als die jetzigen Rhipidoglossen sind, welche jedoch die Torsion bereits erfahren hatte, von der geraden Richtung abgezweigt sind“, aber ich finde nur zwei solche Einrichtungen angeführt, nämlich einmal die Larvenform der Docoglossen, welche an die von *Dentalium* und *Chiton* erinnere, sodann das Nervensystem, besonders den Mantelring. Die Larven der ältesten Rhipidoglossen (*Pleurotomaria*, *Haliotis*, *Emarginula*) sind doch wohl ganz unbekannt, so dass nicht erwiesen ist, dass dieselben weniger ursprünglich sind als die von Docoglossen — und der Mantelring der letzteren, der sich ja in ähnlicher Weise auch

bei Fissurellen findet, auch bei *Haliotis* nicht fehlt, dürfte dem von Chitonon überhaupt nicht homolog sein, weil sowohl die Abgangstellen als auch die Innervierungsverhältnisse wesentlich verschieden sind.

Dass *Pleurotomaria* unter allen Gastropoden die älteste noch lebende Gattung vorstellt, nehme auch ich an, ihre nächsten Verwandten sind *Haliotis* und *Scissurella*. Von den letzteren habe ich gleichfalls angegeben (12, Bd. 2, p. 280), dass sie zu *Emarginula* hinführt. Von *Emarginula* aus kommt man durch *Puncturella* und die verwandten Formen zu den eigentlichen Fissurelliden, von denen die Gattung *Glyphis* (*costaria*, *reticulata*) nach der Radula am primitivsten ist, während *Fissurella* s. s., *Cremides* und *Fissurellidea* zu der Endform der Reihe *Macroschisma* hinführen, bei der nicht nur die Radula, sondern auch die Schale, welche nur noch einen kleinen Teil des Körpers (die Kiemenhöhle) bedeckt und ein sehr großes Loch enthält, ganz extreme Verhältnisse zeigen.

Weil wir also die Fissurelliden von spiralgewundenen Formen herleiten, scheint mir Haller's Annahme, die Symmetrie der Mantelhöhle sei ein ursprüngliches Verhalten, auf Nichts gegründet zu sein; zwar müssen die Organe bei ihren Vorfahren paarig gewesen sein, wie vermutlich bei *Pleurotomaria*, aber warum symmetrisch?

Haliotis schließt sich an *Pleurotomaria* wahrscheinlich durch Vermittelung fossiler Formen, wie *Polytremaria*, mit einer Reihe von Löchern, in der Schale, aber doch nicht auch im Mantel? *Haliotis* hat doch keine Löcherreihe im Mantel, sondern einen einfachen Spalt. Wenn nun Haller annimmt, *Haliotis* wäre eine Uebergangsform zu den Trochiden, so scheint mir das wieder ganz unwahrscheinlich; warum sollen wir denn erst die Verflachung der Schale annehmen und dann wieder die Erhöhung, erst den Verlust des Deckels und dann die erneute Bildung eines ebensolchen? Gibt doch Haller selbst an, dass fossile *Pleurotomaria*-Arten zu Trochiden hinführen. *Haliotis* ist eben sehr nahe mit *Pleurotomaria* verwandt, daher rührt einerseits die Ursprünglichkeit ihrer Organisation, andererseits ihre Beziehungen zu Trochiden.

Welche Trochiden sich nun am nächsten an die zygobranchen Stammformen anschließen, darüber kann ich nur mehr oder weniger begründete Vermutungen aussprechen. Wenn man berücksichtigt, dass die Radula von *Pleurotomaria* zahlreiche Zwischenplatten trägt, die meisten Trochiden nur 5, so kommt man zu der Annahme, die Trochiden mit mehr als 5 Zwischenplatten für Mittelformen zu halten. Ein solches Verhalten findet sich namentlich bei *Livona pica* L., und weil diese auch eine etwas auffällig geformte Schale und namentlich ähnlich wie *Haliotis* sehr zahlreiche Epipodialcirren besitzt, so scheint dieselbe der Urform der Trochiden ziemlich nahe zu stehen; ähnlich mögen einige *Zisypinus*-Arten mit 8—9 Zwischenplatten anzusehen sein.

Erwähnenswert ist indessen auch die Aehnlichkeit zwischen *Scissurella* und manchen Trochiden in Radula, Epipodium und vielleicht noch anderen Organen. Sollten etwa die Trochiden diphyletisch aus Zygobranchiern hervorgegangen sein?

Zwischen *Haliotis* und Trochiden sollen die Stomatellen vermitteln, auch das nehme ich nicht an. In dieser Familie haben wir folgende Reihe: *Stomatella*, *Stomatia*, *Gena*, *Broderipia*; die letztgenannte Gattung hat eine patellenförmige Schale und diese Endform macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Gruppe in der genannten Folge sich von den Trochiden ableitet; *Stomatella* hat noch den Deckel, der den übrigen fehlt. Auch was wir sonst von diesen Tieren wissen, deutet nicht auf direkte Beziehungen zu *Haliotis*.

Von Trochiden leiten sich ferner die Turbiniden mit kalkigem und rascher zunehmendem Deckel ab mit den drei Hauptgattungen *Astrarium*, *Turbo* und *Phasianella*, und an diese dürften sich weiterhin die Neritiden, gleichfalls mit Kalkdeckel, anschließen. Sie sind einmal durch die Auflösung der Windungen im Innern der Schale charakterisiert, ferner durch starke Hinneigung zur bilateralen Symmetrie und die damit zusammenhängenden paarigen Gehäusemuskeln, nach Haller auch durch die Verhältnisse von Darm, Niere und Geschlechtsapparat. *Neritopsis* (aber nicht *Narica*) mag eine Abzweigung gleich von der Wurzel darstellen, zu der nach Bergh auch die schalenlose *Titiscania* gehören dürfte; der Hauptzweig mit den Gattungen *Nerita* und *Neritina* führt wahrscheinlich, ähnlich wie Haller meint, einerseits durch *Velates* zu *Pileolus* und weiter vermutlich zu der patellenförmigen *Scutellina*, andererseits durch die Süßwassergattung *Neritilia* zu *Helicina*, und die Endform dieser Landschneckenreihe ist *Proserpina* mit starken Mündungsfalten, ohne Deckel.

Während wir so die Hauptzüge der phyletischen Entwicklung der Rhipidoglossen mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, ist von der Weiterentwicklung der Gastropoden noch so Vieles unklar, dass man nur an wenigen Punkten zweifellose Verwandtschaftsbeziehungen feststellen kann. Das darf man allerdings mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten, dass die Trochiden auch als die Vorfahren der Taenioglossen anzusehen sind, und dass Haller's „Architaenioglossen“ sich jenen zunächst anschließen. Diese durch Pedalstränge ausgezeichnete Gruppe besteht einerseits aus *Paludina* und *Cyclophorus*, andererseits den Cypraciden.

Diese haben offenbar zu jenen recht wenig verwandtschaftliche Beziehungen, so dass es immerhin nicht unbedenklich ist, sie in einer solchen Gruppe zusammenzustellen.

An *Cyclophorus* und *Paludina* werden sich — mehr oder weniger eng — die „brevikommissuraten Neotaenioglossen“ (Haller) anreihen, zunächst die Litoriniden. Unter diesen dürfte *Lacuna* die primitivste

Gattung sein. Bei ihr finden sich wie nach Bouvier bei *Litorina* jederseits zwei accessorische Pedalganglien, die beide näher der Sohle liegen als die Hauptganglien, das eine vor, das andere hinter diesen, und das letztere Paar ist durch eine Kommissur verbunden. Im Vergleich mit dem Nervensystem der niedersten Prosobranchier haben sich die Cerebralganglien bedeutend nach hinten verschoben bis zur Verschmelzung mit den Pleuralganglien; an der Stelle, wo sie ursprünglich lagen, am Grunde der Tentakel, finden sich nur ein paar kleine Tentakel- und Augenganglien. Die Cerebralganglien liegen über den Pedalganglien, welche dem vorderen Teile der Pedalstränge mit der „vorderen Querfaserung“ entsprechen, während die vorderen accessорischen Knoten den vorderen gangliösen Fußnerven, die hinteren dem Endteile der Pedalstränge homolog sind; wie bei *Haliotis* die vordere Querfaserung höher liegt, als die weiteren Pedalkommissuren, so liegt entsprechend bei *Lacuna* die hintere Kommissur, indem sie einen nach unten gerichteten Bögen beschreibt, mehr ventral als die Hauptkommissur. Geht diese hintere Kommissur bei höheren Gastropoden — schon bei *Litorina litorea* fehlt dieselbe — verloren, indem die betreffenden Knoten mit den Hauptganglien verschmelzen, so haben wir einen Vorgang, der fast genau der Rückbildung der unteren Schlundkommissur entspricht. Dass diese atrophieren musste, ist jedenfalls hauptsächlich durch die Verschiebung der Cerebralganglien bedingt.

Die *Litorina*-Arten sind richtige Strandbewohner, welche die Luft weniger entbehren können als das Seewasser, und die Gattung *Cremnoconchus* ist ganz auf das Land gegangen. An die Litoriniden, aber wohl kaum besonders an *Cremnoconchus*, schließen sich die landbewohnenden Cyclostomatiden, andererseits auch eine Reihe meist kleiner Formen, wie Rissoiden und Hydrobiiden. Die Süßwassergattungen *Valvata* und *Ampullaria* zeigen neben manchen ziemlich ursprünglichen Verhältnissen eigentümliche Abweichungen. *Melania*, *Turritella* und *Vermetus* mögen in der Nähe anknüpfen, vielleicht auch *Cerithium*.

Wesentlich verschieden sind dann aber die Naticiden, deren höchste Formen die Gattung *Sigaretus* mit ohrförmiger Schale, ohne Deckel enthält, mit ihrem merkwürdigen, durch Wasseraufnahme schwellbaren Propodium¹⁾. An *Sigaretus* will Haller einerseits die Calyptraeiden in der Reihenfolge: *Galerus*, *Trochita*, *Crucibulum*, *Crepidula*, *Ergaea*, *Janacus*, andererseits *Lumellaria* und daran auch die Rhachiglossen anreihen, von den Naticiden auch die Capuliden ableiten. Dazu will ich Folgendes bemerken: Zunächst ist *Sigaretus* eben durch jene extreme Ausbildung des Fußes und durch Alles, was damit zusammenhängt, sowie die Rückbildung der Augen so außerordentlich abweichend organisiert, dass ich unmöglich annehmen kann, dass alle diese Ver-

1) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, dass ich bei *Natica alderi* Forb. zwar rudimentäre, aber nicht ganz kleine Augen gefunden habe.

hältnisse verschwinden und dem normalen Verhalten Platz machen könnten. Haller stützt sich auf eine gewisse Aehnlichkeit im Nervensystem und auf die Schalenform, in beiden Organen werden sich aber höchst wahrscheinlich auch bei anderen verwandten Gattungen Anknüpfungspunkte finden lassen. *Lamellaria* schließt sich gewiss näher an die bisher sehr wenig beachtete Gattung *Velutina* als an *Sigaretus*, und ich halte es weit eher für möglich, dass die Capuliden und ähnlich vielleicht auch die Calyptraeiden sich an *Velutina*-ähnliche Formen, als an die Naticiden anreihen, jedenfalls gedenke ich demnächst diese Frage — ebenso wie andere hier erörterte Punkte — weiter zu verfolgen. Die Schale von *Capulus* zeigt in Form und sonstiger Beschaffenheit große Aehnlichkeit mit der von *Velutina*.

Was die phyletische Reihe der Calyptraeiden betrifft, so ist zwar zuzugeben, dass Formen wie *Galerus* (nach Fischer *Sigapatella* Less.) *maculatus* Q. G.¹⁾ und *Trochita* (nach Fischer *Trochatella* Less.) *radians* Lam. ursprünglicher sind als *Crucibulum*, zu welchem *Calyptraea sinensis* L., *Bicatillus extensorium* Lam. u. dergl. vermitteln, jedoch *Crepidula* dürfte sich kaum an *Crucibulum*, sondern an die älteren Glieder der Reihe anschließen, indem der Wirbel sich aus der Mitte nach dem hintern Schalenende verschob. Auf diese Weise würde auch Plates Ansicht [10], dass *Crepidula* primitiver ist als *Crucibulum* zu ihrem Rechte kommen. Die „Basislamelle“ oder besser „Basallamelle“ der Calyptraeiden ist doch ursprünglich nichts anderes, als der durch die Randkante scharf abgegrenzte ventrale Teil des Gehäuses, der den Nabel umgibt — ähnlich wie bei *Xenophora*; bilden sich nun die Windungen zurück, wie bei *Calyptraea sinensis* u. ähnl., so wird diese Lamelle in der Mitte frei und biegt sich hier um, um eine dem Nabel entsprechende trichter- oder tütenförmige Höhlung zu bilden; diese finden wir dann bei *Crucibulum* sehr vergrößert als den inneren Becher, dessen Höhlung ich demnach für ein Homologon des Nabels normaler Gastropodenschalen halte. Bei *Ergaea plana* erwähnt Haller in der Mitte der Basallamelle „eine kantige Erhabenheit, welche innen hohl und nach hinten verschlossen ist“ (6, III, p. 530); auch diesen Hohlraum halte ich für einen Rest des Nabels, indem eine Kalklamelle zwischen dieser Falte und dem rechten Schalenrande eine Verbindung herstellt. Bei manchen *Crepidula*-Arten mag ein medianer Ausschnitt der Basallamelle ein solches Verhalten andeuten, bei anderen scheint jedoch der Nabel bis zur Berührung mit dem Schalenrande nach rechts geschoben zu sein.

1) Haller hat fälschlich seine Fig. 88, II (6, III) *Galerus sinensis* L. genannt; die Mittelmeerart *Calyptraea sinensis* L. ist kein *Galerus*, stimmt auch nicht zu Haller's Zeichnung, welche eher die oben genannte Art darstellen mag.

Dass *Lamellaria* zu den Rhachiglossen hinführt, ist mir recht bedenklich, der ganz abnorm entwickelte Mantel, der die Schale völlig überwachsen hat, das Fehlen des Deckels, eine starke Annäherung an die bilaterale Symmetrie sind recht gewichtige Gründe gegen eine solche Auffassung, und auch die Form der Radulazähne weicht von den bei Rhachiglossen verbreiteten wesentlich ab, wenn auch ihre Zahl die gleiche ist. Leider habe ich über die wirklichen Bindeglieder zwischen Taenioglossen und Rhachiglossen gar keine bestimmte Anschauung, diese Lücke wird die Zukunft ausfüllen müssen (vgl. S. 235).

Der Zweig der „longikommisuraten Neotaenioglossen“ knüpft nach Haller in der Nähe der Cypraeiden an; die Tritonen zeigen besonders durch die langgestreckten Pedalganglien, „welche lebhaft an verkürzte Pedalstränge erinnern“, primäre Verhältnisse. An sie schließen sich *Cassidaria*, *Dolium* und endlich die Strombiden. Unter diesen ist *Struthiolaria*, wie Bouvier [1] wohl mit Recht annimmt, im Ganzen die ursprünglichste Form, aber ob sie sich an die Cerithien anschließt, ist noch näher zu begründen. Nächst *Struthiolaria* steht nach Bouvier *Chenopus*, dann *Strombus* und *Pterocera*. Haller rechnet auch *Xenophora* zu dieser Familie. Zu den Longikommisuraten gehört auch die differente Gattung *Ianthina*, und an sie schließt Haller die Heteropoden, während diese von Grobben [4] auf Grund der Fußform den Strombiden genähert worden sind; jedenfalls besitzen dieselben ursprünglich noch den Deckel und gut entwickelte Augen, während bei *Ianthina* der erstere fehlt, die letzteren bis auf sehr kleine Rudimente rückgebildet sind.

In einer ausgezeichneten Arbeit [9] hat Pelseneer die phyletische Entwicklungsreihe der Opisthobranchier dargestellt; mir scheint die ganze Abhandlung ungemein klar und einleuchtend, wenn auch stellenweise etwas fragmentarisch zu sein. Nur eins halte ich für unrichtig oder doch recht zweifelhaft, nämlich den Anschluss von *Actaeon* an die Trochiden. Pelseneer zählt für seine Ansicht, dass zwischen beiden Gruppen die nächsten Beziehungen bestehen, eine Anzahl von Gründen auf, die aber alle mehr oder weniger auf schwachen Füßen stehen, so ist doch z. B. ein spiraliger Deckel auch sonst nichts Ungewöhnliches. Ein Hauptgrund ist „la branche bipectinée“ von Trochiden und *Actaeon*; hiergegen muss ich protestieren, *Actaeon* hat keine zweifledrige Kieme wie die Trochiden, sondern dieselbe ist sehr wesentlich verschieden, da sie aus einer einzigen gefalteten Lamelle besteht. Mir scheint es auch recht unwahrscheinlich, dass eine solche zweifledrige und mit dem ursprünglich freien Rande größtenteils mit dem Mantel verwachsene Kieme, wie sie für die Trochiden charakteristisch ist, sich in eine einfache, gefaltete Lamelle verwandeln sollte, eher halte ich es für annehmbar, dass die ganze Kieme von *Actaeon* nur einem der häufig in ähnlicher Weise gefalteten Kiemenblätter

homolog ist, die bei Taenioglossen direkt vom Mantel entspringen. Damit würde sich auch ganz wohl die Form des *Osphradiums* vereinigen lassen, das bei Trochiden und bei Taenioglossen ein langgestrecktes Gebilde, bei Bulliden dagegen ein kleiner rundlicher Fleck ist.

Welche Prosobranchier nun aber wirklich die nächsten Verwandten von *Actaeon* sind, wird noch zu entscheiden sein; die Vermutung will ich wenigstens aussprechen, dass *Scalaria* und *Pyramidella* möglicherweise die meisten Beziehungen dahin zeigen werden. Es liegt mir gewiss fern, auf ein Organ Verwandtschaft begründen zu wollen, aber Haller hat ja auch der Schale für seine Ansicht von den Beziehungen zwischen *Sigaretus* und Calyptraeiden bedeutenden Wert beigelegt, so will ich doch auf die bemerkenswerte Ähnlichkeit hinweisen, welche zwischen manchen Pyramidelliden, etwa *Otopleura auriscati* Ch. und Actaeoniden besteht und die sich namentlich in den Spindelfalten kundgibt¹⁾. Diese finden sich auch bei einigen Bulliden, sehr ausgeprägt aber bei denjenigen Formen, die sich nach Pelseneer einerseits an *Actaeon* anschließen, andererseits zu den Pulmonaten hinführen, und mir erscheint es nicht ausgeschlossen, dass dieselben in der ganzen Reihe homolog sind, zunächst bei Auriculiden und bei *Chilina*, der sich die übrigen Basommatophoren anschließen, sodann aber auch bei vielen Stylommatophoren. Ueber deren Phylogenie hat Pelseneer weiter nichts angegeben, als dass die *Bulinus*-artigen den Auriculiden zunächst stehen dürften (9, p. 113 Anm.). Bei denselben finden wir oft Spindelfalten wieder, so bei *Placostylus*, der zu den übrigen Bulimiden und Heliciden führen mag, während ein anderer Zweig durch *Odontostomus*, *Chondrus* (*Buliminus*), *Pupa* und *Clausilia* dargestellt

1) Hier sei erwähnt, dass Koken [8] auf Grund paläontologischer Reihen zu einem ähnlichen Resultat gekommen ist, nämlich dass die Tectibranchier, die Rhachi- und Toxoglossen mit den Pyramidelliden und den siphonostomen Taenioglossen zu einem Tribus zusammenlaufen, der in den Loxonematiden oder Pseudomelaniden wurzelt. Leider können wir über die Organisation der letztgenannten Familie nichts wissen, da sie gänzlich ausgestorben ist. Bezüglich der Rhachi- und Toxoglossen möchte ich auch hier alle Reserve bewahren; es finden sich bei manchen derselben gleichfalls Spindelfalten (*Mitra*, *Voluta*, *Marginella*, *Cancellaria* u. a.) und diese sind wohl der Hauptgrund zu Koken's Annahme; obwohl sie in der That manchmal, z. B. bei *Olivella biplicata* Sow., denen von Pyramidelliden und Actaeoniden höchst ähnlich sind, so dürfen wir gegenwärtig wohl kaum daraufhin Verwandtschaft behaupten. Zu beachten ist diese Ähnlichkeit aber doch, umso mehr da *Olivella*-Arten wie die Bulliden zu schwimmen vermögen und auch die Kopfform nicht unähnlich zu sein scheint. Nach Dall (2, p. 133) hat *Olivella* ebenso wie *Oliva* (2, Taf 34, Fig 8) ein „hinteres Filament“ am Mantel, welches der „glande palléale spirallée“ von *Actaeon* (9, Fig. 1, 5, 6) zu entsprechen scheint — jedenfalls eine ziemlich bemerkenswerte Uebereinstimmung. Vielleicht wird eine eingehende Untersuchung von *Olivella* wirkliche Verwandtschaft mit *Actaeon* ergeben.

wird; *Achatina* und *Stenogyra* stellen vielleicht eine weitere Abzweigung dar. Eine solche Auffassung steht freilich in Widerspruch zu Simroth's Ansicht, dass *Vitrina* eine der primitivsten Stylommatophorengattungen ist. Jedenfalls werden in Zukunft diejenigen für die primitivsten Pulmonaten zu gelten haben, welche die nächsten Beziehungen zu den Auriculiden zeigen.

Pelseneer's Darstellung der phyletischen Entwicklung der Opisthobranchier sei schließlich in aller Kürze wiedergegeben, indem ich in Bezug auf Begründung und alle Einzelheiten auf die genannte Abhandlung verweise. *Actaeon* zunächst stehen die Bulliden in weitestem Sinne, andererseits auch die thekosomen Pteropoden, während sich an die Bulliden durch *Acera* die Aplysiiden und die gymnosomen Pteropoden, endlich auch die Umbrelliden, zunächst *Tylodina*, anreihen. Ihnen nähern sich die Pleurobranchiden, welche den Nudibranchiern zunächst stehen. Als älteste Form unter diesen gilt *Tritonia*, von welcher drei Entwicklungsreihen ausgehen, auf der einen Seite *Tethys*, *Melibe*, *Scyllaea* und die fischförmige, fußlose¹⁾ *Phyllirrhoe*, auf der andern *Euplocamus*, *Triopa*, *Polycera*, *Goniodoris*, die Dorididen, ferner *Doridopsis*, *Corambe* und als Endform *Phyllidia*. Die dritte Reihe enthält zunächst *Dendronotus* und *Bornella*, woran sich die *Aeolidier* schließen, mit *Aeolis*, *Pleurophyllidia* (die also nicht neben *Phyllidia* stehen darf), *Janus*, *Doto* und *Fiona*, endlich die Sacoglosen: *Hermaea*, *Elysia* und die turbellarienähnliche *Limapontia*, welche unter den Nudibranchiern am höchsten stehen dürfte, so dass es gänzlich ausgeschlossen ist, dass sie — etwa durch Vermittlung von Rhodope — sich aus Turbellarien entwickelt hätte. So ist nunmehr Hermann von Jhering's Ansicht von einer direkten Abstammung der Opisthobranchier aus Turbellarien endgiltig als falsch nachgewiesen und zugleich die Einheit des Molluskenstammes gerettet.

Dresden, im Januar 1895.

Zu J. Nusbaum's Bemerkungen über die Extremitätenanlagen bei den Isopodenembryonen.

Von A. Jaworowski in Lemberg.

Herr Jos. Nusbaum macht mir in seinem letzten Aufsatz, betitelt: „Einige Bemerkungen über die Extremitätenanlagen bei den Isopodenembryonen“ Bd. 14, Nr. 21 dieser Zeitschrift den Vorwurf, dass ich in meiner Abhandlung²⁾ eine ganz neue, aber unbegründete Terminologie

1) *Phyllirrhoe trematoides* hat nach Chun einen ventralen Saugnapf, mittels dessen sich das Tier an *Halistemma*-Kolonien befestigt; derselbe ist vielleicht als Rudiment des Fußes anzusehen.

2) „Die Entwicklung der sog. Lungen bei den Arachniden“ u. s. w. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 58, 1894.

in die Wissenschaft einführe, und dass die Bezeichnungen der Holzschnittfigur 2 so irreleitend seien, dass er es für notwendig erachtete, die Fachgenossen auf diesen Punkt aufmerksam zu machen.

Obwohl ich überzeugt bin, dass bei genauer Prüfung ein jeder der Herren Fachgenossen das Richtige finden werde, so glaube ich dennoch zweckentsprechend zu handeln, wenn ich das, was Herr Nusbaum in meiner Arbeit beanstandet, zurückweise und das Gegenteil darthue.

Bekanntlich fand Nusbaum nach außen von den Extremitäten (mit Ausnahme der vier vordersten Paare) bei *Ligia* und *Oniscus* paarige Verdickungen des Ektoderms, die eine ähnliche Lage wie die Stigmenöffnungen in den Keimstreifen der Tracheaten haben. Diese Gebilde, die er in seiner polnischen Abhandlung weitläufiger beschreibt, stehen mit der Anlage der Extremität nicht im unmittelbaren Zusammenhang, ja sie entfernen sich sogar von ihnen (S. 175), und doch glaubt N. sie (S. 177) als Epipodite betrachten zu dürfen! Auf diese Art steht die Behauptung N.'s mit der Wissenschaft absolut nicht in Einklang, wenn er annimmt, dass man das Gebilde¹⁾, das er dem Epipodit gleichsetzt und welches mit dem Protopodit nicht verwachsen ist (S. 176), als einen Extremitätenteil außerhalb der Extremität suchen dürfe, ja er widerspricht auch sich selbst, weil er im letzten Aufsatz ausdrücklich betont, dass nur Anhänge des Protopodits als Epipodite aufgefasst werden können. Dieses Verkennen der Extremitätenteile von Seite N.'s, sowie die ohne Beweiskraft an das Epipodit angeknüpften Betrachtungen (sie sind leider polnisch geschrieben und es kann auf diese hier nicht näher eingegangen werden) veranlassten mich, die Figuren, die uns N. liefert, gelegentlich bei den Schlussfolgerungen über den terrestrischen Ursprung der Crustaceen auch näher zu besichtigen. In meiner Holzschnittfigur 2, (seiner Fig. 36), sind an der Extremität zwei Anhänge gezeichnet, *a* und *b*, ich habe sie als Exo- und Epipodit angesprochen und dadurch angestrebt, das zu berichtigen, was N. irrtümlich, nämlich das Epipodit außerhalb der Extremität, auffinden wollte. Eine in der Richtung etwa von der Basis des ersten Endopoditgliedes bis zur mit *epim* bezeichneten Ektodermverdickung geführte Hilfslinie erleichtert uns an dieser Figur die Erkenntnis aller Extremitätenteile. Der mit *b* bezeichnete Anhang gegebener Figur trägt alle wesentlichen Merkmale an sich. Er beginnt an der Basis des ersten Endopoditgliedes und reicht bis zur Spitze desselben. Die Innenwandung, die ich in der Abbildung etwas zu kurz gezeichnet habe, — und darum mag N. mit der Behauptung, dass sie nicht ganz genau sei, Recht haben — reicht bis an die Basis des erwähnten Endopoditgliedes. Alle Figuren, die N. seiner Abhandlung beigegeben, insbesondere 61, 35, ja auch 36, an

1) Näheres über diese Gebilde siehe meine oben zitierte Arbeit.

der letzten die linke Extremität, liefern unwiderlegliche Beweise, dass wir es hier mit einem Anhang und nicht mit einer mächtig entwickelten, das ganze erste Endopoditglied überdeckenden Ringfalte zu thun hatten. Wenn nun N. in seiner Vertheidigung den mit δ bezeichneten Anhang dennoch als eine Ringfalte reklamiert, vorher aber weder im Text seiner Arbeit, noch in der Tafelerklärung irgend eine diesbezügliche Bemerkung macht, vielleicht in der Meinung, dass das Erraten seiner Gedanken und Erklärungen ein an die Fachgenossen zu stellendes Postulat sei, — so bin ich entschlossen diesen Schritt um so willkommener zu heißen, als mir beim ersten Anblick dieser Zeichnung die Anzahl der Anhänge zu auffallend erschien; ich habe jedoch der Zeichnung leider zuviel Zutrauen geschenkt, die, sei es wie es will, im Originale unkorrekt ausgefallen ist. — Die Existenz einer derartigen Riesenfalte, wie sie N. haben will, stellen die Extremitäten unter den anderen der oben erwähnten Figuren entschieden in Abrede. Eine einfache Muskelfaser, die an die eingestülpte ektodermale Faltenwand sich anschloss, dürfte die Schuld tragen, dass sie zur Innenwand der Riesenfalte gemacht worden ist (vergl. die Muskelfasern der linken Extremität des ersten Endopoditgliedes der Fig. 36 Taf. III)!

Herr N., scheint mir, hat sich in der Erkenntnis der Isopodenextremitäten nicht gehörig orientiert, denn unklar bleibt es einem jeden, warum er Formen wie Fig. 45, meine Holzschnittfigur 1, wo sie noch ungegliedert und die Muskelfasern nicht entwickelt sind, ein älteres (S. 174), hingegen jenen wie mein Holzschnitt 2, wo die Extremitäten bereits gegliedert sind, ein jüngeres Stadium zuspricht.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, die Herren Fachgenossen noch darauf aufmerksam zu machen, dass jene polnische Arbeit nicht in den „Denkschriften“, wie es N. haben will, sondern in den „Abhandlungen“ Serie II. Bd. V. 1893 der Akademie der Wissenschaften zu Krakau erschienen ist.

Lemberg, den 10. November 1894.

Lange Krallen und Haare als Erzeugnisse der Rückbildung durch Nichtgebrauch.

Von **Wilhelm Haacke**.

Wer sich einmal eine Lerche, z. B. die Feldlerche (*Alauda arvensis*) angesehen hat, dem wird der ungewöhnlich lange Nagel der Hinterzehe, der hier einen sogenannten Sporn bildet, aufgefallen sein. Durch einen solchen Sporn sind in mehr oder minder ausgeprägter Weise alle Angehörigen der Gattung *Alauda* und der ihr nächstverwandten Gattungen ausgezeichnet. Bekanntlich sind die Lerchen Vögel, die sich, solange sie nicht fliegen oder ruhen, laufend auf dem

Erdboden herumtreiben. Sie sind eigentlich Steppentiere und Wüstenbewohner, und die Angehörigen der meisten Arten von *Alauda* und anderen Gattungen der *Alaudidae* setzen sich entweder höchst ungern oder nie auf Bäume. Dieses Verhalten der Lerchen erscheint sosehr mit dem Begriff „Lerche“ verknüpft, dass man eine Art, die Heide-lerche nämlich, die man mitunter auf Zweigen sitzend antrifft, deshalb auch Baumlerche (*Galerita arborea*) genannt hat.

Es ist nun ein naheliegender und gewiss schon bei manchem aufgetauchter Gedanke, den langen Sporn an der Hinterzehe der Lerchen mit deren Vorliebe für das Leben auf dem Erdboden in Zusammenhang zu bringen; es fragt sich nur, worin diese Beziehung besteht. Um uns hierüber Klarheit zu verschaffen, wollen wir zunächst die Beschaffenheit der Hinterzehe anderer auf dem Erdboden lebender Vögel etwas näher ins Auge fassen.

Folgen wir dem System Fürbringer's, so finden wir in der Familie der Strauße (*Struthionidae*) zwei Arten großer Laufvögel, bei denen die Hinterzehe fehlt. Sie wurde hier nicht mehr gebraucht und hat sich deshalb zurückgebildet. Dasselbe gilt von der Hinterzehe bei den beiden Arten, welche die Familie der Nandus (*Rheidae*) bilden, bei den zwei Arten der Emus (*Dromasidae*) und den neun Arten der Kasuare (*Casuariidae*). Alle diese Vögel, die man früher in der Unterklasse der Ratiten vereinigte, sind flugunfähige Laufvögel, und das Fehlen der Hinterzehe bei ihnen ist zweifellos darauf zurückzuführen, dass diese bei den Vorfahren vorhandene Zehe beim Laufen nicht gebraucht wurde.

Auch andere Vögel, welche, wenn auch nicht so ausgeprägte Laufvögel, so doch Vögel sind, die sich nicht oder doch nur ausnahmsweise auf Baumzweige setzen und eine Hinterzehe nicht gebrauchen, haben entweder eine teilweise zurückgebildete Hinterzehe, oder diese fehlt ihnen gänzlich. In der Familie der *Anatidae* ist die Hinterzehe verkümmert. Bei den Schwänen (*Cygninae*), Gänsen (*Anserinae*), Enten (*Anatinae*) und Sägern (*Merginae*), also in allen vier Unterfamilien der *Anatidae* ist das der Fall. Eine verkümmerte Hinterzehe haben auch die Lappentaucher (*Colymbidae*), und die Hinterzehe ist sehr kurz bei den Seetauchern (*Urinatoridae*). Sehr klein ist sie auch bei den Flamingos (*Phoenicopteridae*). Bei den Sturm- vögeln (*Procellariidae*) ist von der Hinterzehe nur der Nagel vorhanden, und bei den Pinguinen (*Aptenodytidae*) ist die nach vorn gerichtete ursprüngliche Hinterzehe gleichfalls verkümmert. In der Familie der Regenpfeifer (*Charadriidae*) fehlt sie entweder, wie bei den Austernfischern (*Haematopus*), oder sie ist klein, wie bei den Kiebitzen (*Vanellus*), wo sie indessen auch fehlen kann, bei den Säbelschnäblern (*Recurvirostra*), wo sie nur einen ganz kurzen Stummel bildet, u. A. Verkümmert, wenn auch verhältnis-

mäßig länger als bei den Charadriiden, ist sie bei den Brachschwalben (*Glareolidae*), sehr kurz bei den Möven (*Laridae*), zu welchen eine Gattung, die der Dreizehenmöven (*Rissa*) gehört, wo die Hinterzehe gänzlich fehlt. Sie fehlt ferner bei den Alken (*Alcidae*), bei den Trappen (*Otididae*) und bei den Dickfüßen (*Oedicnemidae*). Bei den Kranichen (*Gruidae*) ist die Hinterzehe kurz, bei den Trompetervögeln (*Psophiidae*) nur mäßig lang, und bei den Schlangenhalsvögeln (*Cariamidae*) sehr kurz. Unter den Hühnervögeln haben die Schnepfenstrauße (*Apterygidae*), die Perlhühner (*Numidinae*), die Feldhühner (*Perdicinae*) und Andere kleine Hinterzehen. Sehr klein sind sie auch bei den Moor- und Schneehühnern (*Lagopus*). Unter den Taubenvögeln, und zwar bei den Flughühnern (*Pteroclididae*), fehlt die Hinterzehe bei den Steppenühnern (*Syrnorrhaptes*); bei den eigentlichen Flughühnern (*Pterocles*) ist sie sehr kurz.

Wo wir uns also auch unter Vögeln, die sich viel auf dem Erdboden herumtreiben oder zu den Schwimmvögeln gehören, nach der Hinterzehe umsehen mögen, finden wir, dass sie entweder fehlt oder mehr oder minder, oft sehr stark, zurückgebildet ist.

Und in der Rückbildung begriffen ist die Hinterzehe auch bei den Lerchen. Auch hier ist sie schon verhältnismäßig kleiner als bei anderen Baumvögeln, und eben darauf ist die eigentümliche Nagelbildung an der Hinterzehe der Lerchen zurückzuführen. Der Gebrauch, den die Lerchen von ihrer Hinterzehe machen, ist höchstens ein sehr geringer; das geht zweifellos aus der Vergleichung der aufgezählten und anderer viel auf dem Erdboden lebender oder aus anderen Gründen einer Hinterzehe nicht bedürftiger Vögel hervor. Die Hinterzehe ist bei allen diesen Vögeln deshalb zurückgebildet, weil sie eben nicht mehr gebraucht wurde; und so sind wir auch zu der Folgerung gezwungen, dass der Gebrauch, den die Lerchen von der Hinterzehe machen, ein höchst mäßiger ist. Wenn das aber der Fall ist, dann verstehen wir, warum der Nagel an der Hinterzehe der Lerchen so außergewöhnlich lang und gerade ist. Man könnte zwar auf den Gedanken kommen, dass durch die Länge des Nagels ein Ersatz für die Verkürzung der Hinterzehe geschaffen sei, allein wir haben ja gesehen, dass auf dem Erdboden laufenden Vögeln die Hinterzehe von keinem Nutzen ist, und es wäre deshalb nicht einzusehen, was den Lerchen der lange Sporn an der Hinterzehe nützen soll. Dagegen lernen wir seine Länge sofort begreifen, wenn wir voraussetzen, dass die Hinterzehe mitsamt dem Sporn von keinem oder nur von geringem Nutzen ist, dass beide nur noch wenig gebraucht werden, und wenn wir uns daran erinnern, dass nicht gebrauchte Horngebilde sehr häufig eine außergewöhnliche Länge erhalten. Wir brauchen nur an die nicht

seltene Schraubenziehern gleichenden Nägel von Kanarien- und anderen Stubenvögeln zu denken, und an den Umstand, dass auch die Schnäbel gefangen gehaltenen Vögel sehr häufig über das übliche Maß hinauswachsen, dass bei solchen Vögeln die Schnabelspitzen oft so lang werden, dass sie sich kreuzen und dem Vogel die Nahrungsaufnahme wesentlich erschweren.

Die Ursache der außergewöhnlichen Schnabel- und Krallenlänge bei gefangen gehaltenen Vögeln ist zweifellos in der mangelhaften und bei weitem nicht genügenden Abnutzung der fortwährend in die Länge wachsenden Horngebilde zu suchen. Die normale Schnabel- und Krallenlänge wird dagegen bei freilebenden Vögeln dadurch erhalten, dass die Abnutzung genau dem stetigen Längenwachstum entspricht. Beide müssen aufeinander eingerichtet sein. Würde die Abnutzung größer sein als der Zuwachs, so würden Schnabel und Zehen bald zu kurz werden. Wo aber die Abnutzung kleiner ist als der Zuwachs, muss eine abnorme Verlängerung der betreffenden Horngebilde stattfinden, und das ist sicher bei den Lerchen der Fall. Hier wird die Hinterzehe nicht mehr so gebraucht, wie es bei den Vorfahren der Lerchen geschehen ist, und in Folge dessen überwiegt das Wachstum ihres Nagels, wenigstens eine Zeitlang, dessen Abnutzung; darum ist dieser Nagel zu einem langen Sporn ausgewachsen, und dieser Sporn musste gerade werden, weil das bei den Vorfahren der Lerchen übliche Umklammern von Baumzweigen in Fortfall gekommen war.

Ich führe die Verkümmern der Hinterzehe bei den auf dem Boden lebenden Vögeln, insbesondere auch bei den Lerchen, auf die vererbten Folgen des Nichtgebrauches zurück. In Folge des mangelhaften Gebrauches wird die Ernährung der Hinterzehe geringer. Sie verkümmert, und was in einer Generation durch diese Verkümmern verloren gegangen ist, das kann in der folgenden Generation nicht wieder erscheinen. Man sollte nun meinen, dass auch der Nagel der Hinterzehe verkümmern müsste, und das geschieht auch zweifellos. Das fortwährende Längenwachstum der Hornscheiden von Nägeln und Schnäbeln, das wir bei den Vögeln beobachten, ist ohne Frage darauf zurückzuführen, dass diese Gebilde unausgesetzt benutzt werden, dass in Folge dessen die Gewebe, aus welchen sie entstehen, ununterbrochen zu starker Thätigkeit angeregt werden und deshalb fortwährend neue Hornmassen produzieren. Man könnte also wohl auf den Gedanken kommen, dass auch der Nagel an der Hinterzehe der Lerchen verkümmert sein müsste. Allein wir haben zu bedenken, dass sich die Verkümmern der Hinterzehe bei diesen Vögeln erst in ihrem Anfangsstadium befindet. Der Nichtgebrauch der Hinterzehe ist zwar bereits eingetreten, zum mindesten ist ihr Gebrauch wesentlich vermindert, aber die Folgen dieser Verminderung haben

sich noch nicht in besonders hohem Grade geltend machen können. Die Rückbildung der Hinterzehe ist immerhin erst eine geringe, und die Folgen ehemaligen stärkeren Gebrauches machen sich noch bei ihr fühlbar. Die Gewebepartien, welche die Krallen der Hinterzehe produzieren, befinden sich noch in ziemlich starker ererbter Thätigkeit, und wenn wir auch annehmen, dass diese Thätigkeit nicht mehr so groß ist wie bei den Vorfahren der Lerchen, so ist die hornerzeugende Funktion der betreffenden Gewebe doch immer noch stark und das Längenwachstum der Krallen immer noch beträchtlich genug, um die Abnutzung so lange zu überwiegen, als eine bestimmte aber sehr beträchtliche Länge noch nicht erreicht ist. Aus diesem Grunde muss die Krallen der Hinterzehe notwendiger Weise zu einem langen Sporn auswachsen. Erst lange fortgesetzter Nichtgebrauch der Hinterzehe führt zur Reduktion ihres Nagels, und bei vielen der oben genannten Vögel ist eine solche Reduktion eingetreten. Hier ist das hornproduzierende Gewebe schon selbst in starker Rückbildung begriffen.

Ich glaube, dass der obige Ideengang unanfechtbar ist. Zur Gewissheit darüber, dass die große Länge einer Krallen die Folge des Nichtgebrauches ist, gelangen wir aber, wenn wir Füße anderer Tiere betrachten, bei denen in Folge ihrer Lebensweise Verminderung des Gebrauchs einer Zehe eingetreten ist. Das ist zunächst bei allen denjenigen Singvögeln geschehen, die gleich den Lerchen viel auf dem Boden leben. Reduzierte Hinterzehen mit langen geraden Krallen haben z. B. die Großspornpieper (*Macronyx*), die Arten der Pieper (*Anthus*) und der Stelzen (*Budytes* und *Motacilla*). In der Gattung der Pieper gibt es eine Art, den Spornpieper (*A. richardi*), der seinen deutschen Namen von dem etwa 2 cm langen Sporn an seiner Hinterzehe hat. Ebenso finden wir unter den Stelzen die Spornstelze (*Budytes citreola*), von der dasselbe gilt. Auch unter den Ammern (*Emberizinae*) gibt es eine Form, den Sporenammer (*Calcarius lapponicus*), die nach dieser Eigentümlichkeit benannt ist. Die Vögel dieser Art treiben sich gleich den Stelzen und Piepern viel auf dem Erdboden herum. Auch bei dem Schneeammer (*Calcarius nivalis*) ist der Nagel der etwas verkümmerten Hinterzehe außerordentlich lang. Der Schneeammer führt eine ähnliche Lebensweise wie der Sporenammer, und ihm schließt sich der Schneefink (*Fringilla nivalis*) an, der gleichfalls einen verhältnismäßig langen Nagel an der Hinterzehe hat.

Unter den übrigen Vögeln ist die Familie der Wehrvögel (*Palmaceidae*), deren Angehörige gleichfalls bodenliebende Vögel sind, durch eine Hinterzehe mit langem geradem Nagel ausgezeichnet, und von dem langen Nagel der teilweise verkümmerten Hinterzehe haben die Sporenkuckucke (*Centropus*) ihren Namen. Die Sporenkuckucke gehören zu den paarzehigen Vögeln, den *Scansores* der älteren Ornitho-

logen. Die Entstehung der Paarzehern aus Vögeln, bei denen, wie es in der Regel der Fall ist, drei Zehen nach vorn gerichtet sind, und nur eine nach hinten, erkläre ich mir dadurch, dass die eine der Vorderzehen deshalb von den betreffenden Vögeln nach hinten gewendet wurde, weil die Hinterzehe zum Festhalten nicht recht genügte. Bei manchen Paarzehern ist diese Zehe nach der Entstehung des Kletterfußes in ihrem Gebrauche stark herabgesetzt worden und bei etlichen in Folge dessen gänzlich geschwunden, so bei den Dreizehenspechten (*Picoides*). Bei den Sporenkuckucken ist sie nun gleichfalls in Folge von Nichtgebrauch verkümmert; aber hier steht die Rückbildung noch in ihrem Anfangstadium, und die Vögel haben deshalb einen außergewöhnlich langen Nagel an der Hinterzehe.

Eine Zehe, die gleich der Hinterzehe durch den Nichtgebrauch verloren gegangen ist, ist die Innenzehe, die bei den Vorfahren der Strauße (*Struthionidae*) vorhanden gewesen sein muss. Da sie beim Laufen nicht gebraucht wurde, ist sie im Laufe der Zeiten gänzlich geschwunden. Es ist nun höchst auffällig, dass bei den Kasuaren (*Casuariidae*) der Nagel der in ihrer Länge reduzierten Innenzehe außerordentlich lang ist. Vergleichen wir aber den Fuß der Kasuare mit dem der Strauße, und erinnern wir uns unserer bisherigen Ausführungen, so begreifen wir die höchst auffällige Länge dieser Kralle ohne Weiteres. Die Kasuare führen ja eine ähnliche Lebensweise wie die Strauße, abgesehen davon, dass sie Waldvögel sind. Auch ihre Innenzehe ist in Folge ungenügender Benutzung verkümmert. Aber die Reduktion der Zehe ist hier noch nicht sehr weit vorgeschritten. Sie steht noch ungefähr auf demselben Stadium wie die Hinterzehe der Lerchen, Stelzen und Pieper, sowie die der Sporenkuckucke. Ebendeshwegen finden wir auch an ihr einen langen Nagel. Der Parallelismus zwischen Dreizehenspechten und Sporenkuckucken einer- und Straußen und Kasuaren andererseits ist höchst lehrreich.

Wir haben unter den Vögeln endlich noch die Blätterhühnchen (*Parridae*) zu nennen, Tiere, die davon ihren Namen haben, dass sie ihre Zeit auf den schwimmenden Blättern tropischer Wasserpflanzen verbringen. Auf solchen Blättern ist natürlich an eine starke Abnutzung der Krallen nicht zu denken, und deshalb haben die Blätterhühnchen an sämtlichen Zehen außerordentlich lange Krallen. Von ganz außergewöhnlicher Länge ist aber wieder der Nagel der Hinterzehe, weil die Hinterzehe ja auch bei den Vögeln dieser Familie weniger gebraucht werden muss als die übrigen Zehen.

Aus den von mir beigebrachten, noch leicht zu vermehrenden Thatsachen, von denen jede für sich genommen höchst befremdend ist, ergibt sich durch Zusammenstellung und vergleichende Betrachtung die Berechtigung meiner Schlussfolgerungen. Diese wird aber auch noch dadurch dargethan, dass die langen Krallen der betreffenden

Vögel zwar eine außergewöhnliche Länge besitzen, aber in Bezug auf ihre Dicke reduziert sind. Eine Kralle, die stark gebraucht wird, ist auch immer verhältnismäßig dick. In unseren Fällen fehlt aber der Gebrauch oder er ist nur ein geringer. Infolgedessen ist die Dicke der betreffenden Krallen bereits vermindert, während das Längenwachstum ihrer Hornscheiden deren frühzeitige Abnutzung verhindert. Die ungenügende Abnutzung muss sich ja notwendiger Weise früher in greifbarer Weise geltend machen als die vererbten Folgen des Nichtgebrauches.

Die an den Vögeln ermittelten Thatsachen werfen auch Licht auf ähnliche Vorkommnisse bei den Säugetieren, zunächst auf eine merkwürdige Eigentümlichkeit in der Ordnung der Halbaffen (*Lemuroidea*), die meines Wissens bis jetzt ebensowenig gedeutet worden ist wie jene Thatsachen. Die Halbaffen besitzen in der Regel Plattnägel sowohl an den Fingern der Hände als auch an den Zehen der Greiffüße. Aber die zweite Zehe des Fußes ist ausnahmslos mit einer Kralle bewaffnet, was uns ohne die Aufklärung, die uns die Vögel gegeben haben, um so unverständlicher erscheinen müsste, als die zweite Zehe auch ausnahmslos mehr oder weniger verkümmert ist. Aber mit der von uns gewonnenen Erkenntnis können wir die krallenartige Ausbildung des Nagels der zweiten Zehe gerade durch deren Verkümmern erklären. Was die Ursache dieser Verkümmern anlangt, so handelt es sich dabei um die Folgen des Nichtgebrauches. Die Halbaffen sind Baumtiere, und die Daumenzehe ist bei ihnen den übrigen vier Zehen gegenüberstellbar, wie wir es auch bei den Affen und bei manchen Beuteltieren antreffen. Da die Halbaffen aber nächtliche Tiere sind, so kommt es bei ihnen darauf an, dass sie im Dunkel der Nacht die Baumzweige, auf denen sie herumklettern, mit festem Griffe packen. Wir können uns nun leicht an unseren eigenen Händen davon überzeugen, dass bei der Umklammerung eines Astes der Zeigefinger lange nicht so stark in Anspruch genommen wird wie die übrigen Finger. Es ist in der That ziemlich gleichgültig, ob wir mit dem Zeigefinger fest zugreifen oder nicht, und eine starke Inanspruchnahme des Zeigefingers ist, wie wir bei einem entsprechenden Versuche, etwa bei der Umklammerung der rechten Handwurzel mit der linken Hand, sehen, mit einiger Anstrengung verbunden. Deshalb wird der, der nicht sehr auf ihn achtet, ihn nicht eben stark in Anspruch nehmen. Der Grund hierfür liegt in dem Umstand, dass der Zeigefinger dem Daumen zu nahe steht. Da nun der Fuß der Halbaffen ein Greiffuß ist, bei welchem ähnliche Verhältnisse obwalten wie bei der menschlichen Hand, so musste die zweite, unserem Zeigefinger entsprechende, Zehe weit weniger beim Umklammern der Baumäste gebraucht werden als die übrigen Zehen; deshalb ist sie verkümmert. Und auch hier hat die Verkümmern eine Verlängerung des Nagels

zur Folge gehabt und seine Ausbildung zum Plattnagel verhindert, weil die Abnutzung des Nagels bis zur Erreichung eines gewissen Punktes von seinem Längenwachstum überwogen wird. Die Entstehung von Plattnägeln aus Krallen dürfen wir wohl als eine durch den beim Greifen ausgeübten Druck der Fingerbeere auf den Nagel verursachte direkte Anpassung deuten.

Ähnliche Verhältnisse wie am Fuße der Halbaffen liegen an dem der pflanzenfressenden Beuteltiere (*Marsupialia diprotodontia*) vor, sei es, dass es sich um Baumbewohner oder um auf der Erde lebende Tiere handelt. Bei den pflanzenfressenden Beuteltieren und auch bei den Beuteldachsen (*Peramelidae*) unter den fleischfressenden Beutlern sind die zweite und dritte Zehe des Fußes verkümmert und miteinander verwachsen, und zwar wohl deshalb, weil bei diesen Tieren aus irgend welcher Ursache die vierte Zehe des Fußes die längste und stärkste ist. Sie wird deshalb auch am meisten gebraucht, einerlei, ob es sich dabei um Fortbewegung auf dem Erdboden oder um das Umklammern von Baumzweigen handelt. Darum ist sie bei den erdbewohnenden Beuteltieren, beispielsweise bei den Känguruhs (*Macropodidae*), zu einer ganz auffälligen Größe herangebildet, und auch bei den baumbewohnenden Beuteltieren weist sie bedeutende Dimensionen auf. Sowohl bei diesen als auch bei jenen hat der vorwiegende Gebrauch der vierten und neben ihr der fünften Zehe eine ungenügende Inanspruchnahme der zweiten und der dritten Zehe zur Folge gehabt, und deshalb sind diese Zehen verkümmert. Folge der Verkümmderung dürfte einerseits ihre Verwachsung und zweitens die Länge ihrer Krallen sein. Wir können die letztere mit Rücksicht auf das, was wir bei den Halbaffen und bei den Vögeln kennengelernt haben, gar nicht anders deuten.

Lange Krallen oder Klauen finden sich auch sonst bei Säugetieren, wo Zehen zurückgebildet sind. Die meisten Haushunde haben bekanntlich gleich sämtlichen Wildhunden an den Hinterfüßen vier Zehen. Die Daumenzehe fehlt hier. Nun kommt es aber bei Haushunden nicht eben selten vor, dass die Daumenzehe auf dem Wege des Rückschlages wieder erscheint, freilich nur in sehr rudimentärer Form. Mit dem Boden kommt sie nicht in Berührung, und deshalb wird die an ihr befindliche Kralle mitunter sehr lang. Dasselbe gilt von der Kralle der ersten Zehe an den Vorderfüßen der Hunde. Diese Zehe ist noch bei sämtlichen Haus- und Wildhunden mit Ausnahme des Hyänenhundes (*Canis pictus*) in rudimentärer Gestalt vorhanden, und bei den Haushunden ist ihre Kralle nicht selten von einer bedeutenden Länge.

Ähnliches gilt für die Klauen an der zweiten und vierten Zehe mancher Wiederkäuer, die meistens nicht mit dem Boden in Be-

rührung kommen. Auch diese sogenannten Afterzehen sind oft mit langen Klauen versehen.

Aus den oben mitgeteilten Thatsachen und aus der zu deren Deutung gegebenen Erklärung scheint mir auch Licht auf die eigentümliche Ausbildung der Haare an manchen Stellen des Säugetierkörpers zu fallen. Die Haare sind gleich den Krallen Horngebilde. Es muss deshalb auch für sie Aehnliches gelten wie für die Krallen. Haare, die stark benutzt werden, müssen sich, abgesehen von dem bei manchen Säugetieren eintretenden Haarwechsel, auch von der Wurzel her schnell wieder ersetzen. Sie müssen, falls sie nicht gewechselt werden, einem beständigen Wachstume unterworfen sein, und Haare, die nur in geringem Maße in Anspruch genommen sind, müssen länger werden als die stark abgenutzten. Es kommt dabei aber auch die Dicke der Haare in Betracht. Diese steht zweifellos zu dem von den Haaren gemachten Gebrauche in enger Beziehung. Stark in Anspruch genommene Haare, wie die Tasthaare an den Lippen und anderen Körperstellen, weisen eine bedeutendere Dicke auf, als solche, die nur wenig gebraucht werden, und der geringe Querdurchmesser mancher Haare dürfte auf den verminderten Gebrauch zurückzuführen sein. Aber gerade dünne Haare, solche also, die nicht stark benutzt werden, müssen zu einer beträchtlichen Länge heranwachsen, weil auch ihre Abnutzung nur eine geringe ist. Wir werden lange und dünne Haare deshalb vorzugsweise an solchen Körperstellen antreffen, wo ihre Inanspruchnahme und Abnutzung unbedeutend ist, außerdem aber auch an Organen, die im Verkümmern begriffen sind, denn hier sind die Zellen geschwächt und können keine starken Haare mehr produzieren.

Fortschreitender Reduktion unterworfen ist zweifellos der Schwanz der meisten Säugetiere. Ich habe schon in meiner „Schöpfung der Tierwelt“ (Leipzig, 1893) darauf hingewiesen, dass er in allen Abteilungen der Säugetiere gewissermaßen kürzer zu werden bestrebt ist. Seine Verkümmerng schreitet von der Spitze kopfwärts vor; die Spitze ist der schon am meisten rückgebildete Teil des Schwanzes. Infolgedessen würden wir, falls unser Gedankengang richtig war, gerade hier lange und dünne Haare anzutreffen erwarten. Ich habe auf diesen Punkt hin etliche Sammlungen durchgesehen, und will für die Thatsache, dass die Spitze des Säugetierschwanzes oft mit langen Haaren besetzt ist, hier einige Beispiele anführen.

Unter den Affen hat u. A. der Guereza (*Colobus guereza*) eine schöne Schwanzquaste. Eine solche finden wir auch beim Dschelada (*Cynocephalus gelada*).

Unter den Halbaffen nenne ich den Koboldmaki (*Tarsius spectrum*), dessen Schwanz an der Spitze viel längere Haare trägt als anderswo.

Einen quastenlosen Schwanz haben die Katzen in der großen Mehrzahl der Fälle. Der Schwanz der Katzen ist aber auch der Rückbildung in verhältnismäßig geringem Grade unterworfen gewesen, und aus diesem Umstande dürfte die Seltenheit von Schwanzquasten bei den Katzen herzuleiten sein. Eine eigentliche Quaste hat meines Wissens nur der männliche Löwe. Diese Quaste würden manche Theoretiker nun wohl als einen durch „geschlechtliche Zuchtwahl“ entstandenen sekundären Sexualcharakter deuten. Von meinem Standpunkt aus erkläre ich sie als eine Rückbildungserscheinung. Es darf hier nicht eingewandt werden, dass sie der Löwin fehlt, denn bei den höheren Tieren gehen die Männchen den Weibchen in der Entwicklung und zwar auch in der Reduktion der Organe voran. Die Rückbildung der Schwanzspitze ist bei dem männlichen Löwen weiter vorgeschritten, als bei der Löwin.

Nur in einer Abteilung der Katzen ist der Schwanz stark verkümmert, nämlich bei den Luchsen (*Lynx*), und hier haben wir auch am Schwanz relativ längere Haare als bei den übrigen Katzen. Bei den Hyänen gibt es zwar keine eigentliche Schwanzquaste, aber der ganze Schwanz ist stark reduziert und die ihn bedeckenden Haare sind von beträchtlicher Länge.

Stark verkürzte Schwänze haben unter den Mardern (*Mustelidae*) z. B. der Dachs (*Meles taxus*) und der Vielfraß (*Gulo borealis*), und bei beiden sind die den Schwanz bedeckenden Haare ziemlich lang. Lange Schwanzhaare, wenn auch keine Quasten, finden wir überhaupt bei sehr vielen Säugetieren, weil ja der Säugetierschwanz in den meisten Fällen mehr oder weniger zurückgebildet ist. Unter den Mardern sind noch als Beispiele für lange Schwanzhaare zu nennen: der Zobel (*Mustela zibellina*), der Edelmarder (*M. martes*), der Iltis (*Putorius putorius*), das Hermelin (*P. erminea*), dessen Schwanzspitze eine regelrechte Quaste trägt, ferner der Nörz (*P. lutreola*), der Fischotter (*Lutra vulgaris*), der Seeotter (*Enhydra marina*), das Stinktief (*Mephitis varians*), der Honigdachs (*Mydaus meliceps*) und manche andere.

Die Viverriden oder Schleichkatzen zerfallen in zwei Hauptabteilungen, von denen sich die der Herpestinen durch stärker reduzierte Schwänze auszeichnet. Bei diesen ist denn auch die Behaarung des Schwanzes durchschnittlich eine erheblich längere als bei der Unterfamilie der Viverrinen, wo wir noch meistens sehr lange Schwänze mit kurzer Behaarung haben.

Bei sämtlichen Hunden ist der Schwanz mehr oder weniger reduziert, und bei allen Wildhunden ist er mit langen Haaren besetzt, sei es, dass es sich dabei um wolfsartige oder um fuchsartige Tiere handelt, und dass der Schwanz noch verhältnismäßig lang, wie beim

Wolf und beim Fuchs, oder schon ziemlich kurz ist, wie beim Marderhund (*Canis procyonoides*).

Unter den Nagetieren haben die Eichhörnchen (*Sciuridae*) am Schwanz längere Haare als an den meisten übrigen Körperstellen, desgleichen die Bilche (*Myoxidae*), z. B. die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) und der Siebenschläfer (*Myoxus glis*). Eine Schwanzquaste haben unter den Taschenmäusen (*Geomyidae*) die Taschenspringer (*Dipodomys*), und unter den Wühlmäusen (*Arvicolidae*) hat z. B. die Schneemaus (*Arvicola nivalis*) an der Schwanzspitze längere Haare als an den übrigen Teilen des Schwanzes. Unter den Octodonden weist der Degu (*Octodon cumingi*) eine Schwanzquaste auf, und unter den Stachelschweinen (*Hystriidae*) der Quastenstachler (*Atherura africana*), der zwar an der Schwanzspitze keine eigentlichen Haare, wohl aber rückgebildete Stacheln trägt. Schwanzquasten haben ferner die Springmäuse (*Dipus*), während der Schwanz des Springhasen (*Pedetes cafer*) seiner ganzen Länge nach mit langen Haaren besetzt ist. Unter den Wollmäusen (*Lagostomidae*) sind die Viscacha (*Lagostomus trichodactylus*), die Hasenmaus (*Lagidium cuvieri*) und die Wollmaus (*Chinchilla lanigera*) zu nennen, bei denen die Schwänze stark verkürzt und mit langen Haaren besetzt sind. Auch der stark verkürzte Schwanz der Hasen (*Leporidae*) trägt ziemlich lange Haare. In meiner „Schöpfung der Tierwelt“ habe ich darauf hingewiesen, dass der Schwanz der Nager die Tendenz hat, sich nach oben zu krümmen. Deshalb können die Haare der Oberseite des Schwanzes nicht so stark gebraucht und abgenutzt werden wie die der Unterseite. Sie sind denn auch oben oft bedeutend kürzer als unten, so z. B. bei der oben genannten Hasenmaus.

Schöne Schwanzquasten finden wir bei den Wiederkäuern, so bei den Giraffen und namentlich bei den Rindern und Antilopen. Auch der stark reduzierte Schwanz der Hirsche ist mit langen Haaren besetzt.

Tiere mit Schwanzquasten finden wir ferner unter den Schweinen, z. B. das Warzenschwein (*Phacochoerus africanus*) und unser Wildschwein (*Sus scrofa*).

Sämtliche Wildpferde unter den Unpaarzehern haben eine Schwanzquaste. Diese findet sich auch bei den Nashörnern.

Außerordentlich lange Haare hat der Schwanz des großen Ameisenfressers (*Myrmecophaga juatta*). Während die Tamandua (*T. tetradactyla*) und der kleine Ameisenfresser (*Cycloturus didactylus*) ihren Schwanz zum Umfassen von Baumzweigen benutzen, wird der des großen Ameisenfressers zu keinem besonderen Zwecke gebraucht, und das mag die Ursache seiner Rückbildung und der bedeutenden Länge seiner Haare sein.

Unter den Beuteltieren erwähne ich als Träger einer Schwanzquaste die Tafa (*Phascologale penicillata*).

Sehen wir uns nun unter den Säugetieren nach solchen Arten um, bei denen der Schwanz noch wenig reduziert ist, so finden wir, dass er hier keine langen Haare trägt. Wenig zurückgebildete Schwänze dürfen wir überall dort noch annehmen, wo der Schwanz ein Greif- oder Wickelschwanz ist. Einen derartigen Schwanz finden wir bei manchen amerikanischen Affen, so bei den Klammeraffen (*Ateles*), bei den Brüllaffen (*Myctes*) und anderen, und die Schwänze dieser Tiere sind nicht mit irgendwie auffällig langen Haaren besetzt. Dagegen finden wir an den Schwänzen der südamerikanischen sogenannten Schlaffschwänze (*Pitheciinae*), nämlich derjenigen breitnasigen Affen, deren Schwanz kein Wickel- oder Greifschwanz ist, lange Haare, z. B. beim Satansaffen (*Pithecia satanas*). Hier ist der Schwanz auch schon in der Rückbildung begriffen. Wir haben bereits hervorgehoben, dass die Tamandua und der kleine Ameisenfresser im Gegensatz zum großen ihre Schwänze als Greiforgane benutzen, und bei diesen Tieren finden wir keine langen Haare an den Schwänzen. Ähnliche Verhältnisse beobachten wir bei den amerikanischen Kleinbären (*Procyonidae*). Während der Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*) einen langen Wickelschwanz hat, dessen Behaarung kurz ist, haben die Coatis (*Nasua*) und Waschbären (*Procyon*) keinen Greifschwanz. Bei den Nasenbären ist der Schwanz etwas, bei den Waschbären ist er sehr stark zurückgebildet, und bei beiden, namentlich aber bei den Waschbären, durch lange Behaarung ausgezeichnet.

Aus allen diesen Thatsachen dürfen wir wohl schließen, dass lange Schwanzbehaarung und Quastenbildung am Schwanze mit dessen stammesgeschichtlicher Reduktion, mit seiner im Laufe der Zeit stetig fortschreitenden Verkümmern in Zusammenhang stehen. Welche Ursache diese Verkümmern nun auch immer haben mag, ob es sich dabei, wie ich in meiner „Schöpfung der Tierwelt“ angenommen habe, um innere Wachstumsverschiebungen, die mit dem gesamten Bauplan des Körpers zusammenhängen, handelt, oder ob der Schwanz in Folge von Nichtgebrauch zurückgebildet wird, wir dürfen jedenfalls annehmen, dass gleich den übrigen Geweben des Schwanzes auch die Haarwurzeln bei vielen Säugetieren nicht mehr so stark ernährt werden wie bei deren Vorfahren, dass die Haare deshalb dünn bleiben, und dass ihre beträchtliche Länge vor Allem aus dem Missverhältnis zwischen Abnutzung und Wachstum herzuleiten ist. Das Wachstum ist immerhin noch verhältnismäßig stark, die Abnutzung dagegen gering. Zum Beweise, dass an Stellen, deren Zellen geschwächt sind, lange Haare hervorzunehmen, führe ich folgende von mir gemachte Beobachtung an: Einer von mir gepflegten Haselmaus (*Muscardinus*

avellanarius) wurde die hintere Hälfte des Schwanzes abgerissen. Die Wunde heilte bald zu, und an ihrer Stelle bildete sich ein Büschel ungewöhnlich langer Haare.

Man könnte zwar auch annehmen wollen, dass Schwanzquaste und lange Behaarung des ganzen Schwanzes nicht sowohl auf Schwächung durch verminderten Gebrauch, als auf starke Inanspruchnahme zurückzuführen seien, namentlich in den Fällen, wo die Quastenhaare nicht sehr dünn, sondern im Gegenteil dick sind, und ich habe früher die Bequastung der Schwanzspitzen der Springmäuse und anderer Tiere daraus zu erklären gesucht, dass die Spitze des Schwanzes bei der Ortsbewegung auf den Boden gestellt wird. Inwieweit nun diese Erklärung richtig ist, oder die von mir jetzt gegebene, inwieweit überhaupt der Gebrauch und der Nichtgebrauch bestimmter Körperstellen einen Einfluss auf die Länge und Dicke der Haare hat, das kann allerdings erst durch genaue Untersuchungen, namentlich auch durch Dickenmessungen der Haare festgestellt werden. Ich glaube, dass es sich dabei herausstellen wird, dass an Körperstellen, wo die Haare wenig in Anspruch genommen werden, lange und dünne Haare stehen. An solchen Körperstellen müssen die Haare aus zweierlei Ursachen länger werden, als an den übrigen: Erstens, weil dergleichen Stellen nicht so viel von der Umgebung in Anspruch genommen werden als andere, und weil deshalb keine so häufige Abnutzung stattfinden kann, und zweitens, weil die Haare solcher Stellen in Folge mangelhafter Ernährung dünn werden müssen, und weil dünne Haare biegsamer sind, deshalb bei Berührung mit fremden Gegenständen leichter nachgeben und darum nicht so stark abgenutzt werden. Es wird beispielsweise ein Leichtes sein, den Stachel eines Stachelschweines auf einem Schleifstein durch Abschleifen zu verkürzen. Dagegen wird ein derartiger Versuch mit einem langen Frauenhaare, das man nur an einem Ende festhält, nicht schnell zum Ziele führen. Je steifer also die Haare sind, desto leichter und schneller werden sie abgenutzt, und je kürzer sie dadurch werden, desto nachdrücklicher müssen sie mit der Umgebung in Berührung kommen, weil steife und kurze Haare sich natürlich weniger leicht biegen lassen, als solche, die zwar ebenso steif, aber länger sind.

Die Inanspruchnahme der Haare braucht natürlich nicht bloß durch den Erdboden oder andere feste Gegenstände zu geschehen; es mögen dabei auch Atmosphärrilien, wie Regen, Sonnenschein, Wind und dergleichen in Betracht kommen, und wir würden deshalb erwarten dürfen, dass an Körperstellen, die diesen Einflüssen mehr ausgesetzt sind als andere, die Haare stärker und kürzer, an weniger stark angegriffenen Stellen dagegen dünner und länger sind. Mit dieser Schlussfolgerung scheinen mir die Thatsachen übereinzustimmen. Wir finden auf dem Rücken sehr vieler Säugetiere gewöhnlich stärkere

und kürzere Haare als an der Bauchseite, wo die Haare oft lang und dünn sind. Ebenso sind sie an den Vorderseiten der Extremitäten von Vierfüßern kürzer und stärker als an den Hinterseiten, was man beispielsweise bei Haushunden, z. B. bei langhaarigen Bernhardinern, sehr gut beobachten kann. Als eine Körperstelle, wo die Haare nur in geringem Grade in Anspruch genommen werden, ist die Innenseite der Ohrmuschel aufzuführen, und hier finden wir gerade in manchen Fällen sehr lange und dünne Haare, so z. B. beim Rotbüffel (*Bos pumilus*), beim Kafferbüffel (*Bos cafer*) und beim Wüstenfuchs (*Canis cerdo*). Auch im Brutbeutel der Echidna sind die Haare dünn, mit Ausnahme der durch das Saugen der Jungen stark angeregten Haare, die auf dem Mündungsfelde der Milchdrüsen stehen. Diese sind kurz und dick.

Die Aufzählung dieser Beispiele mag genügen. Inwiefern ich mit meiner Erklärung der Länge und Feinheit der Haare an manchen Körperstellen der Säugetiere das Richtige getroffen habe, müssen genauere Untersuchungen, an denen ich mich selbst zu beteiligen hoffe, lehren. Ich wollte nur darauf hinweisen, dass bei den Haaren vielleicht ähnliche Umstände obwalten wie bei den Krallen. Wenn das der Fall ist, dann dürfte auch der gänzliche Schwund der Haare auf den Nichtgebrauch zurückzuführen sein, namentlich in solchen Fällen, wo ein Tier an exponierten Körperstellen noch starke Behaarung, an weniger leicht zugänglichen dagegen schwache Behaarung zeigt. Es ist gewöhnlich die weniger stark als der Rücken in Anspruch genommene Bauchseite der Säugetiere, wo das Haar oft im Schwinden begriffen ist. So z. B. bei vielen Affen, bei denen oft die Haut deutlich durch das spärliche lange und dünne Haar hindurchschimmert.

Ob durch diese Ausführungen auch Licht auf die Haarlosigkeit des Menschen fällt, wage ich nicht zu entscheiden. Es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass es noch andere Rückbildungsursachen gibt, als den Nichtgebrauch, und diese sind es vielleicht, welche den relativ großen Haarmangel beim Menschen herbeigeführt haben. Der phylogenetische Entwicklungsgang der Säugetiere ist möglicherweise aus uns unbekannten Gründen ein derartiger, dass die Haare in steter Rückbildung begriffen sind. Wir müßten demnach, wenn wir die Stammesgeschichte der Säugetiere nach rückwärts verfolgen, Tiere mit immer kräftigeren Haaren, und vielleicht endlich solche, bei denen anstatt der Haare Borsten und schließlich Stacheln oder Schuppen stehen, finden. Dass ein Schuppenkleid Vorläufer des Haarkleides der Säugetiere gewesen ist, geht aus manchen Umständen, namentlich aus den Ergebnissen neuerer Forschungen hervor. Es ist jedoch wohl möglich, dass, in manchen Fällen wenigstens, zunächst ein Stachelkleid an Stelle des Schuppenkleides getreten ist. Ich möchte das aus dem Umstande schließen, dass wir Stacheln nur bei niederen

Säugetieren finden, bei Monotremen, Nagetieren und Insektenfressern. Bei allen höheren Säugetieren dagegen fehlen die Stacheln, und bei den höchsten, beim Menschen, sind die Haare am weitesten zurückgebildet. Von Schuppen und Stacheln bis zur Haarlosigkeit, das scheint, wenn ich mich so ausdrücken darf, in sämtlichen Abstammungsreihen der Säugetiere das Entwicklungsbestreben zu sein.

Der Erforschung der Ursachen dieses stammesgeschichtlichen Entwicklungsganges müsste nun freilich die Feststellung der Thatsachen vorangehen. Ueber die Vorfahren der heute lebenden Säugetiere wissen wir aber in Bezug auf die Haarbildung nichts. Wir können uns indessen ein annäherndes Bild von dem Gange der Stammesgeschichte des Haares machen, wenn wir die heute lebenden höheren und niederen Säugetiere unter einander vergleichen, und ich glaube, dass sich hierbei die Wahrscheinlichkeit einer Abstammung des Haares von stachel- oder schuppenartigen Gebilden und einer in allen Reihen der Säugetiere stattfindenden phylogenetischen Reduktion des Haares, die schließlich mit Haarschwund endet, ergeben wird. In diesem Glauben bestärken mich auch die Befunde beim Menschen. Niedere Menschenrassen haben kurze und dicke, höhere lange und feine Haare. Auch hier sind erneute Zusammenstellungen und Vergleichen der Thatsachen mit denen bei den übrigen Säugetieren zu ermittelnden nötig. Ich möchte hier nur noch auf eine Erscheinung hinweisen, nämlich auf die häufige Kahlköpfigkeit, die wir bei civilisierten Völkern finden. Ich neige zu der Annahme, dass diese eine Folge des Tragens von Kopfbedeckungen ist, die deshalb eine genügende Ernährung der Haare verhindern, weil die Kopfbedeckung den Fortfall der Anregung des Haares durch Sonne, Regen und Wind zur Folge hat. Wir finden ja auch, dass gerade diejenigen Stellen des Kopfes zuerst kahl werden, die am meisten durch den Hut geschützt sind. Man wird hier nun einwenden, dass der Ausfall der Haare wohl in den meisten Fällen durch parasitäre Erkrankungen der Haarwurzeln verursacht sei. Das bezweifle ich selbstverständlich nicht. Ich meine nur, dass Haare, die viele Generationen lang durch die Kopfbedeckung geschützt sind und deshalb ungenügend ernährt werden, den Parasiten weniger leicht widerstehen können als die dem Wind und Wetter ausgesetzten Haare der Naturvölker. Diese Menschen sind gewiss nicht realischer als wir, und wenn irgendwo, so wäre bei ihnen zu Infektionen der Haarwurzeln reichliche Gelegenheit gegeben. Es ist auch nicht zu bezweifeln, dass es an einer solchen durchaus nicht fehlt; aber die Haare dieser Völker sind vielleicht deshalb widerstandsfähiger, weil sie nicht durch die bei den Kulturvölkern schon während vieler Generationen gettete Bedeckung des Haares geschädigt worden sind. Außer der Kopfbedeckung mag auch der Aufenthalt in geschützten Wohnungen, der bei den Kulturvölkern jedenfalls ein weit ausge-

dehnter ist als bei den Naturrassen, eine Rückbildung der Haare in Folge ungenügender Anregung und deshalb mangelhafter Ernährung herbeigeführt haben.

Es handelt sich bei den obigen Erklärungen nur um Versuche. Ich wollte auf ein der Erforschung würdiges Thatsachegebiet hinweisen, dem zwar auch mit Experimenten beizukommen sein wird, bei dem es sich jedoch, und zwar sowohl bei der Entwicklung der Haare, falls bei diesen Gebilden Gebrauch und Nichtgebrauch eine Rolle spielt, als auch bei der weiter oben geschilderten Entstehung langer Krallen in Folge von Nichtgebrauch, um Vorgänge handelt, zu welchen große Zeiträume gehören. Wir können zwar den experimentellen Nachweis liefern, dass Nägel und Schnäbel, die nicht ordentlich gebraucht werden, zu abnormer Länge auswachsen, aber ein derartiges Experiment erhält erst Wert für uns, wenn wir finden, dass überall dort, wo die Zehe eines Vogels oder eines Säugetieres im Anfangsstadium der Verkümmern ist, der Nagel oder die Klaue eine ungewöhnliche Länge aufweist. Aus den Thatfachen, welche wir darüber beibrachten, scheint sich mir der unumgängliche Schluss zu ergeben, dass die bedeutende Nagellänge der betreffenden Zehen eine Folge der Verkümmern ist. Bei der Ausdehnung unserer Vergleichung auf die Haare der Säugetiere betraten wir aber ein Gebiet, wo wir uns viel weniger sicher fühlten. Eine sorgfältige und eingehende Vergleichung wird jedoch auch hier Resultate zeitigen, die für die ursächliche Erklärung der Stammesgeschichte der Haare, für eine phylogenetische Entwicklungsmechanik des Haarkleides von großem Werte sind, obwohl wir dabei nur geringe Aussicht haben, unsere Zwecke durch Experimente zu fördern. Man könnte ja etwa daran denken, Transplantationen vorzunehmen, z. B. bei einem Tiere Teile der Rücken- und der Bauchbedeckung mit einander zu vertauschen, und dann zu untersuchen, ob die auf den Rücken verpflanzten Bauchhaare stärker und kürzer, die auf den Bauch übertragenen Rückenhaare dünner und länger werden. Allein es ist dabei zu bedenken, dass wir dann Hautstellen miteinander vertauschen würden, die schon durch Vererbung eine ganz bestimmte Struktur erhalten haben. Immerhin werden derartige Experimente nicht ohne Interesse sein, und ich hoffe, dass der vorliegende Aufsatz zur Anstellung von solchen Versuchen anregen wird. Verkehrt scheint es mir aber zu sein, wenn man, wie es neuerdings vielfach geschieht, auf entwicklungsmechanische Experimente ein allzugroßes Gewicht legt. Hand in Hand mit der experimentellen Erforschung der mechanischen Ursachen der Entwicklung hat eine Ermittlung des phylogenetischen Kausalzusammenhanges durch die Vergleichung der bekannten Formen zu gehen. Wir dürfen nicht vergessen, dass außer den von Menschen angestellten Experimenten und außer den von der Natur hervorgebrachten Missbildungen, die man ja auch als

einen einigermaßen zulässigen Ersatz für die Experimente gelten lässt, von der Natur auch solche Versuche angestellt werden, zu denen sehr große Zeiträume nötig sind. Das vergessen diejenigen, die ihr Heil ausschließlich in Experimenten suchen. Es fällt mir nicht ein, die große Wichtigkeit von Experimenten zu bestreiten; aber von Wert ist das von Menschen angestellte Experiment erst dann, wenn es mit dem großen Experiment der Natur, dessen Resultat uns in der heutigen und ausgestorbenen Tierwelt vorliegt, verglichen wird. Das möchte ich auch namentlich denen zu bedenken geben, die die Vererbung erworbener Eigenschaften leugnen, weil sie die Experimente, welche die Natur in Bezug darauf angestellt hat, nicht zu würdigen wissen. Zu diesen Experimenten gehört sicher die Hervorbringung langer Krallen durch den verminderten Gebrauch der sie tragenden Zehen, und vielleicht das allmähliche Dünner- und Längerwerden und endliche Schwinden des Säugetierhaares. Aber hier wie dort sind sehr lange Zeiträume nötig gewesen, um die zur Zeit bestehenden Verhältnisse herbeizuführen.

**Eduard Strasburger, Fritz Noll, Heinrich Schenk und
A. F. W. Schimper, Lehrbuch der Botanik für Hoch-
schulen.**

8. VI u. 558 Seiten. Mit 577 zum Teil farbigen Abbildungen.
Jena. Gustav Fischer. 1894.

Die vier bekannten Botaniker, welche seit Jahren als Dozenten an der Universität Bonn zusammenwirken und, wie sie in der Vorrede sagen, dauernd in wissenschaftlichem Gedankenaustausch gestanden haben, bieten uns in dem vorliegenden Buche eine gemeinsame Arbeit, welche für die Studierenden der Hochschulen bestimmt ist und vor allem wissenschaftliches Interesse bei ihnen erwecken und wissenschaftliche Erkenntnis fördern soll, daneben aber auch den praktischen Anforderungen des Studiums dienen, insbesondere den Bedürfnissen des Mediziners und Pharmazeuten gerecht werden soll. Deshalb sind in dem systematischen Teil die Giftpflanzen besonders berücksichtigt und durch farbige Bilder hervorgehoben und Hinweise auf officinelle Pflanzen und Drogen gegeben.

Der Inhalt gliedert sich in eine kurze Einleitung, allgemeine und spezielle Botanik, deren jede wieder in zwei Abteilungen: Morphologie und Physiologie, Kryptogamen und Phanerogamen zerfällt. Die Einleitung und die Morphologie sind von Strasburger, die Physiologie von Noll, die Kryptogamen von Schenk, die Phanerogamen von Schimper bearbeitet.

Von diesen Autoren war Vorzügliches zu erwarten, und die Erwartung wird nicht getäuscht. Die Morphologie behandelt Herr Strasburger vom phylogenetischen Standpunkt, wodurch sie klar und anziehend zugleich erscheint; gewisse äußere Formverschiedenheiten, wie die der Blätter, werden mit Recht kurz abgehandelt und dadurch Raum für Wichtigeres gewonnen; die eigenen Untersuchungen des Verf. haben viel Stoff hierzu geliefert, doch ist

jede Einseitigkeit vermieden. Gleiches Lob muss auch dem physiologischen Abschnitt gespendet werden. Es ist erstaunlich, wie viel wichtige Belehrung in diesen beiden Abschnitten auf wenig Raum geboten wird, dank der klaren Anordnung und der guten Darstellung.

In der speziellen Botanik, welcher die Herren Schenk und Schimper das natürliche System von Braun nach Eichler zu grunde legen, sind die Beschreibungen der Pflanzen wegen ihrer Klarheit lobenswert und werden noch besonders durch die vorzüglichen Abbildungen, darunter viele farbige, welche in den Text gedruckt sind, unterstützt. Auch hier sind die neuesten Fortschritte überall berücksichtigt worden. Die Uebersichten der giftigen und officinellen Pflanzen jeder Familie machen das Buch auch für den Gebrauch des Praktikers sehr nützlich.

Die Ausstattung ist eine vorzügliche und macht der Verlags-handlung alle Ehre. P.

Carl Vogt und Emil Yung, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.

Mit zahlreichen Abbildungen. Bd. I: VIII u. 906 S. — Bd. II: VIII u. 958 S.
8. Braunschweig. Vieweg & Sohn. 1885—1894.

Dieses Lehrbuch, dessen erstes Heft im März 1885 erschien, ist Ende v. J. mit der Ausgabe der letzten Lieferung abgeschlossen worden. Die lange Verzögerung ist, wie Herr C. Vogt im Vorwort, oder richtiger gesagt Nachwort zum 2. Bande auseinander setzt, durch die Schwierigkeiten veranlasst, welchen die Ausarbeitung begegnete. Die Verfasser hatten sich vorgenommen, für jede Klasse des Tierreichs sowie für die wichtigeren Ordnungen je eine typische Form, welche die wesentlicheren Charaktere aufweist und leicht zu beschaffen ist, monographisch abzuhandeln in der Weise, dass nach Angabe der anzuwendenden Untersuchungsmethoden und technischen Hilfsmittel die makroskopische und mikroskopische Anatomie des Tieres Schritt für Schritt, Organ für Organ, abgehandelt und durch Figuren erläutert werden sollen, während in besonderen Abschnitten die Verschiedenheiten im Bau von Tieren derselben Klasse angegeben, die Verwandtschaft erörtert und schließlich ein Litteraturverzeichnis angefügt werden sollte. Bei der Ausführung überzeugten sie sich, dass es an Vorarbeiten so mangelte, dass sie genötigt waren, die Untersuchung der als Typen gewählten Tiere ganz von vorne anzufangen. Nun ist aber ein Buch entstanden, welches beim praktischen Arbeiten im Laboratorium oder in den Seestationen als Anleitung wirklich dienen kann. Der erste Band enthält 31, der zweite Band 14 solcher Monographien, von denen 22 von Herrn Vogt, 20 von Herrn Yung und 3 von Herrn Jaquet bearbeitet wurden; die von letzterem Mitarbeiter beigezeichneten Teile sind im Text als solche gekennzeichnet. Die beigelegten Figuren wurden (bis auf wenige, von anderen Autoren entlehnte) von dem betreffenden Bearbeiter nach selbstgefertigten Präparaten sorgfältig gezeichnet. Ihre Wiedergabe in Holzschnitten (von Herrn Morieux in Paris vorzüglich geschnitten) ist eine vortreffliche, zum Teil sind sie farbig gedruckt. Die bekannte Verlagsbuchhandlung hat in der Ausstattung des Werkes ihren alten guten Ruf wiederum aufs beste gerechtfertigt.

gleichenden Anatomie eine Berechtigung hat, und dass es vermöge seiner Eigenart für das Studium von großem Wert sein wird, leuchtet ein. Die große Sorgfalt, welche seine Verfasser auf die Ausarbeitung verwandt haben und ihre große Befähigung zu einer solchen Arbeit leisten Gewähr für die gediegene Ausführung. Die ausführliche Monographie über das Kaninchen wird auch dem Physiologen gute Dienste leisten. P.

Josef Müller, Ueber Ursprung und Heimat des Urmenschen.

8. 62 Stn. Stuttgart. Ferdinand Enke. 1894.

Moritz Wagner hat in einer Abhandlung „Neue Beiträge zur Streitfrage des Darwinismus“ (Ausland 1871; wieder abgedruckt in dem Sammelwerke „Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung“. Basel 1889. 117—229 — nicht 128, wie es bei Müller heißt) die Hypothese aufgestellt, dass die Entwicklung des Menschen aus einem intelligenten anthropoiden Affen in Zentralasien oder in Mitteleuropa stattgefunden habe. Durch die hereinbrechende Eiszeit und die gleichzeitig eingetretene Abtrennung Europas von Afrika, welche ihnen den Rückzug in ein wärmeres Klima abschneide, seien die fraglichen Menschenaffen durch die Veränderung des Klimas gezwungen gewesen, von der Fruchtnahrung zur Fleischnahrung, von dem Leben auf Bäumen zum Gehen auf der Erde und damit zum aufrechten Gange überzugehen, sich der vielleicht schon früher zum Aufschlagen harter Früchte benutzten Steine als Waffen und Werkzeuge zu bedienen, wodurch der erste und schwerste Schritt zur Kulturentwicklung geschehen war. Herr M. ist der Ansicht, dass dieser fruchtbare Gedanke Wagner's wegen der Kürze seiner Darstellung (der betreffende Abschnitt nimmt im Neudruck etwas über 12 Seiten — 162 bis 174 — ein) nicht genügend beachtet worden sei und gibt in seiner Schrift eine genauere Ausführung desselben. Jene Klimaänderung habe die Affen in die Nordabhänge der südeuropäischen Gebirge gedrängt. Hier seien sie gezwungen gewesen, sich mehr auf dem Boden zu bewegen; herabrollende Steine hätten ihnen den Gedanken nahegelegt, sich solcher auch als Wurfgeschosse zu bedienen und so seien sie zur Jagd, zum aufrechten Gang und zur Anfertigung künstlicher Werkzeuge gelangt. In einem Schlusskapitel sucht er sich mit der abweichenden Hypothese Darwin's, welcher die Heimat des Menschen in das tropische Afrika verlegte, auseinanderzusetzen. P.

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. April 1895.

Nr. 7.

Inhalt: Paul und Fritz Sarasin, Die Wedda's von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen (Zweites Stück). — Dreyer, Ergebnisse von Forschungen in lebensgesetzlicher und mechanisch-ätiologischer Hinsicht. — Nasbaum, Einige Bemerkungen inbetreff der Entwicklungstheorie von Oscar Hertwig. — Helm, Kropf- und Mageninhalt einiger einheimischer Vögel. — Pavy, Die Physiologie der Kohlehydrate. Ihre Verwendung als Nahrungsmittel und ihr Verhältnis zum Diabetes. — Parker, Vorlesungen über elementare Biologie. — Samassa, Richtigstellung. — v. Hanstein, Replik.

Dr. Paul Sarasin und Dr. Fritz Sarasin, Die Wedda's von Ceylon und die sie umgebenden Völkerschaften, ein Versuch, die in der Phylogenie des Menschen ruhenden Rätsel der Lösung näher zu bringen.

(Zweites Stück.)

Die Ergologie der Wedda's, die Summe aller ihrer Lebensäußerungen, wird von den Verf. in sehr einlässlicher Weise geschildert. Wir wollen an dieser Stelle nur einige jener Lebensäußerungen herausgreifen, welche für die niedere Stellung dieser Menschenvarietät sprechen.

Den weitaus größten Teil seines Lebens bringt der Naturwedda im Freien zu. Seine Lagerstätte wählt er häufig unter offenem Himmel, ohne künstliches Schutzdach. Ueberhängende Felsen, „Höhlen“, sind wohl die häufigsten Zufluchtsstätten, in denen er Schutz gegen Wind und Regen sucht, sofern es der Regierung noch nicht gelang, ihn seiner freien Lebensweise zu entwöhnen. Statt der Felsenwohnungen finden sich auch Hütten primitivster Art, die die Weddas hauptsächlich auf ihren Jagden benutzen. Zwei Stangen sind senkrecht in Spalten des Gneißfelsens festgeklemmt. Durch eine Horizontalstange und 2 übers Kreuz gebundene sind sie mit einander verbunden. Von ersterer gehen zwei lange Stangen schräg gegen den Boden. Mit Steinen werden sie

wieder befestigt. Auf diesen Schrägstangen liegen 4 Querhölzer, welche dazu dienen Blätterzweige als Dachbedeckung zu tragen. Die höchste Stelle ist kaum so hoch wie der Mensch. Wir halten es für möglich, schreiben die Verf., dass die einfache Form der Primitivhütte, das Halbdach, eine Nachahmung des überhängenden und an einer Stelle aufruhenden Felsblockes darstellt. Der Schritt vom Halbdach zum Ganzdach war sodann der nächste. Weiter geschah Verschließung der Seitenöffnungen des Ganzdaches und alsdann Erhöhung desselben auf Pfählen, deren Zwischenräume mit Zweigen und Rinden, später mit Lehm ausgefüllt wurden. So entstand die echte Hütte, weiter das Haus. Die Geschichte der Entstehung des Hauses beginnt demnach mit dem Dache.

Völlige Nacktheit ist heute, wie es scheint, nicht mehr zu beobachten. Heute trägt jeder Wedda, Mann wie Weib, eine Schnur um die Lenden, welche aus dem Baste verschiedener Bäume gedreht wird. Sie dient zum Festhalten der Bekleidungsstoffe, der Axt und namentlich auch der Blätterzweige, mit denen sie ihren Hüftrock bilden. Darunter tragen die Frauen ein Hüfttuch. Zuweilen tragen sie auch eine Schürze aus dem Baste des Ritibaumes. Felle oder Tierhäute werden dagegen nie zur Bekleidung benützt.

Heute, wo die Berührung auch der Naturwedda's mit den umliegenden Stämmen eine innigere geworden, wo die Engländer versuchen, sie aus ihrem niedern Kulturzustande auf eine höhere Stufe zu heben, ist die Tuchbekleidung häufig. Die Männer bedürfen nur eines kurzen schmalen Streifens, welchen sie in der Regel mit dem einen Ende unter die Lendenschnur schieben, dann zwischen den Beinen durchführen, hierauf vorn unter der Lendenschnur wegziehen, worauf sie das zurtückbleibende Ende vorne als eine kleine Schürze herunterfallen lassen. Ueber diese primitive Bekleidung geht der Naturwedda kaum hinaus. Die Frauen dagegen wickeln heutzutage ein viel größeres Stück Tuch um ihren Unterkörper als die Männer. Es reicht meist bis unter die Kniee und ist oft groß genug, um auch über den Oberkörper geschlagen zu werden. Vor ihren Angehörigen ist er gewöhnlich unbedeckt, während sie vor den Fremden, zumal ihren Kulturnachbarn, die Brust gerne verhüllen.

Der Schmuck ist von der Kleidung nicht scharf zu trennen. Wird doch der Blätterhüftrock hauptsächlich bei feierlichen Anlässen getragen. Absolute Schmucklosigkeit scheint, wenn man vom Blätterrock absieht, das ursprüngliche zu sein. Die Ohrdurchbohrung wird aber bereits vielfach beobachtet, wenn auch bereits keine Zierde im Ohr befestigt ist. Aus diesem Umstande wird geschlossen, dass der Brauch der Ohrendurchbohrung aus einer Zeit stamme, wo die Wedda's die Mittel hatten, den nötigen Schmuck sich zu beschaffen, und dass sie deshalb einst civilisierter gewesen seien. Die beiden Sarasin aber

glauben, in der Ohrdurchbohrung einen von den Kulturnachbarn übernommenen Brauch sehen zu müssen, der erst in der Entstehung begriffen ist. Sind doch die Wedda nicht im Stande irgend einen Schmuck sich selber zu fertigen.

Halsbänder als Perlschnüre sind da, wo der Einfluss der Tamilen sich geltend macht, häufig, im Innern dagegen fehlen sie. Außerdem finden sich zuweilen einfache Schnüre um den Hals gebunden, so bei Männern, bei Knaben und Frauen. An diesen Halsschnüren hängt zuweilen ein Röllchen. Ein solches dient aber nicht zum Schmucke, sondern als Zaubermittel gegen lokale Erkrankungen. Der Brauch stammt von singhalesischen Bauern der Gegend, von denen die Röllchen eingetauscht werden. Oft sind sie auch am Arme angebracht. Armspangen fehlen im Innern, ebenso Finger-, Bein- und Zehenschmuck, die alle an der Küste gelegentlich zu beobachten sind. Zahnfeilung und Tätowierung fehlt dem Naturwedda. Da bei der Wahl von weißen und verschieden gefärbten Tüchern ausnahmslos die weißen bevorzugt werden, schließen Verf., dass der Farbensinn nicht besonders entwickelt sei. Aus dem Umstande, dass die Blätterzweige zur Robe je bestimmten Sträuchern entnommen werden, welche aromatisch duften, kann vielleicht auf die Vorliebe für Wohlgerüche geschlossen werden.

Wenn auch heute das Fleisch des Jagdwildes zweifellos des Wedda's Hauptnahrung ist, so dürfte doch die vegetabilische die ursprünglichste Art seiner Ernährung überhaupt sein. Denn diese zu gewinnen bedarf es keiner komplizierten Geräte; er beschafft sie sich mit Anschluss der nahrhaften Wurzeln in gleicher Weise wie der Wanderer oder der Bär. Die Fleischnahrung stellt insofern eine höhere Form dar, als ihre Gewinnung sich zur eigentlichen Jagd des gesuchten Tieres erhoben hat. Damit soll nicht gesagt sein, dass der Wedda niedere Vorfahren sich der Fleischnahrung völlig enthalten hätten. Die Verf. führen an 40 Pflanzenarten an, deren Früchte, Blätter, Rinde, Wurzeln oder deren faules Holz gegessen wird.

Der wichtigste vegetabilische Nährstoff ist Yamswurzel, welche im Feuer gebraten wird, bis sie um und um schwarz gekohlt ist. Zum Graben bedienen sie sich eines Grabstockes, eines ca. 1½ m langen Baumstümmchens, dessen dickeres unteres Ende mittels der Art zu einer Schneide schräg zugehauen ist.

Auffallend ist die Verwendung von zerfallenem Holz als Nahrungsmittel. Zu diesem Zwecke wird es mit Honig gemischt. Davy, der zuerst auf dieses Nahrungsmittel aufmerksam machte, glaubt, dass die Wedda nur in Notfällen zu ihm greifen, um das Hungergefühl zu vertreiben. Die Verf. sind der Meinung, dass angesichts der zahlreichen Pflanzen, welche entweder mit ihren Früchten, Blättern, Rinden oder Wurzeln den Wedda nähren, dieser Zustand der Not faktisch

nicht eintreten werde. Dagegen konnte die in Form dieses Stoffes in großer Menge in den Darmkanal aufgenommene Cellulose einen ganz bestimmten physiologischen Nutzen haben, indem sie als mechanischer Reiz zur Beförderung der Darmperistaltik diene. Der Genuss von zerfallenem Holz durch Honigbeimischung dem Geschmacke annehmlicher gemacht wirkt also auf den Wedda vielleicht ähnlich günstig wie auf uns das Kleienbrod.

Alkohol ist den Naturwedda's unbekannt und die Kulturwedda's verabscheuen ihn.

In der Liste der Nährtiere treffen wir 11 Säugetiere, 3 Vögel, 2 Reptilien und verschiedene Fische.

Rohes Fleisch wird nicht gegessen, sondern fast ausnahmslos geröstet. Sie konservieren dasselbe auch, indem sie es in Riemen schneiden und dann trocknen, nachdem es durch Räuchern vorgetrocknet ist. Vorräte machen sie auch wohl in Honig ein.

Kannibalismus fehlt.

Eine langstielige Axt, deren eiserne Klinge der Wedda durch Tausch erwirbt, ist sein Werkzeug, dessen er sich zu den verschiedensten Dingen bedient, ein ca. $1\frac{1}{3}$ m hoher Bogen seine Jagdausrüstung. Die eisernen Pfeilklingen werden ebenfalls durch den Tauschhandel erworben. Neben diesen Pfeilen sind auch Holzpfeile noch im Gebrauch. Steinäxte und steinerne Pfeilklingen waren, wie es scheint, in Ceylon nie in Gebrauch. Es haben sich in Ceylon trotz mehrfacher Nachforschungen keine Spuren von Steinwerkzeugen finden lassen. Dagegen sollen früher die Pfeilklingen aus Teichmuschelschalen gemacht worden sein. Die Verf. glauben, dass als erstes Stadium der Jagdgeräte und Waffen eine Holzzeit zu konstatieren ist, wo die Aexle durch Keulen repräsentiert waren und die Pfeile einfach zugespitzte Schäfte vorstellten; letztere würden sich in den oben erwähnten Holzpfeilern bis auf den heutigen Tag erhalten haben. Die Zuspitzung konnte mit Hilfe von Steinsplittern oder Muschelschalen oder durch Ankohlungen oder auch mit den Zähnen bewerkstelligt werden. Die Steinzeit aber wurde von ihnen übersprungen. Thatsächlich soll die Waffe der Wedda im Kampfe gegen die Engländer (1812) die Keule gewesen sein. Auf die Holzzeit folgte die Muschelzeit, wo die Keulen mit Schneiden, die Pfeile mit Spitzen aus Muschelschalen bewehrt wurden.

Gleich anderem Wild werden auch die Fische von den Wedda's geschossen. Daneben haben sie auch den Brauch das Wasser von Tümpeln mit gewissen Pflanzenstoffen zu vergiften. Die Fische werden betäubt, kommen zur Oberfläche und können nun bequem gefangen werden.

Schon oben wurde unter den Nahrungsmitteln der Honig aufgezählt. Bei den Naturwedda ist das Bedürfnis nach demselben sehr

groß, vielleicht weil ein starker Fleischgenuss einem starken Bedürfnis nach Kohlehydraten ruft. Das Wachs der Wabe essen die Wedda mit dem Honig herunter.

Salz ist den echten Naturwedda's unbekannt. Bunge gibt als ein durchgehendes, ausnahmslos giltiges Gesetz an, dass zu allen Zeiten und in allen Ländern diejenigen Völker, welche von rein animalischer Nahrung leben, das Salz entweder gar nicht kennen oder, wo sie es kennenlernen, verabscheuen, während die vorherrschend von Vegetabilien sich ernährenden Völker ein unwiderstehliches Verlangen danach haben und es als ein unentbehrliches Lebensmittel betrachten. Daher mag es dann kommen, dass die Kulturwedda, welche ihre ursprüngliche Fleischnahrung mit Kornfruchtnahrung vertauscht haben, nach Salz verlangen.

Das Getränk der Wedda ist ausschließlich Wasser.

Für die Naturwedda kommt von Haustieren nur der Hund in Betracht, den sie teils zum Jagen, teils zum Schutze halten. Er stimmt völlig mit der gewöhnlichen Rasse Ceylons, dem Pariahund überein, den die Singhalesen und Tamilen halten und ist wohl von den Wedda erst später aufgenommen worden. Dafür, dass die Wedda's erst sekundär mit dem Haushunde bekannt wurden, spricht nach den Verf. auch der Umstand, dass sie nicht im Stande zu sein scheinen, eine eigene Zucht anzulegen. Sie sollen ihre Hunde bei den Dorfsinghalesen gegen Honig eintauschen.

Unter den bisher noch nicht erwähnten Gerätschaften kommt dem Feuerbohrer eine große Bedeutung zu. Ein mit einem Grübchen versehener Stock wird mit den Füßen festgehalten und in dem Grübchen ein anderer mit den Händen rasch gedreht. Mit Hilfe trockner Blätter und durch Anblasen der Glut wird das Feuer gewonnen.

Die Kunst der Töpferei ist den echten Wedda's unbekannt.

Die Naturwedda leben in strenger Monogamie. In vielen Fällen ist das Eingehen der Ehe ohne jede Ceremonie. Wir müssen dies, schreiben die Verf., offenbar in der Weise auffassen, dass der Bräutigam schon eine Zeit lang vorher um das Mädchen wusste, sich mit ihr ins Einvernehmen setzte und nun, ohne die Eltern, bei welchen das Mädchen heranwuchs, irgendwie zu informieren, dasselbe von der elterlichen Höhle oder Hütte wegraubte. Wir hätten also hierin die ursprünglichste Form des Weiberraubes vor uns, welchen der in der Regel jugendliche und schwächere Bräutigam dem stärkeren Familienvater gegenüber ausübt.

In anderen Gebieten werden dem Vater der Brant Geschenke dargebracht. Das Ceremoniell, das anderwärts beim Eingehen der Ehe befolgt wird, beschreiben die Verf. in folgender Weise. Wenn zwei sich heiraten wollen, macht der Mann der Frau und umgekehrt diese

ihm eine Lendenschnur. Dieselbe tauschen sie nun gegenseitig aus und die Ehe ist geschlossen.

Monogamie und Ehetreue sprechen für die Güte des Herzens dieser Wilden. Daneben aber sind die bedingenden Faktoren Eifersucht und der Umstand, dass die Anzahl der Frauen bei den Naturwedda geringer ist als die der Männer. So empfindlich sind sie betreffs ihrer Frauen und Töchter, dass ein Fremder es nicht wagen darf sich ihren Niederlassungen zu nähern.

Die Ermordung des Nebenbuhlers ist bei der stark entwickelten Eifersucht die allgemeine Sitte der Naturwedda's.

Die Behandlung, welche das Weib durch ihren Gatten erfährt, ist eine freundliche. Eine sklavenartige Unterjochung der Frauen fehlt durchaus. Gegen die Kinder sind die Väter freundlich; sie lieben dieselben, sind aber in ihrer Liebe gegen sie nicht gerade demonstrativ. Die Kleinen wiegen sie auf einigen grünen Blättern oder einem Stück Tierhaut. Sie lassen sie auch häufig allein, indem sie dieselben auf ein Stück Rinde legen und mit einem andern Stücke zudecken. Daneben stechen sie zwei Pfeile senkrecht in die Erde und gehen der Jagd nach.

Die Fruchtbarkeit des Weibes scheint eine große zu sein, groß aber auch die Kindersterblichkeit.

Deshalb sind die Familien arm an Kindern.

Die ursprüngliche soziale Organisation der Naturwedda ist heute nur noch in Rudimenten erhalten. Es war ursprünglich das Wedda-gebiet in kleine Jagdbezirke eingeteilt, deren jeden eine Familie inne hatte. Während der Regenzeit ziehen sich verschiedene Familien aus ihren Jagdgründen nach ihrem Felsencentrum zurück und sind nun hier auf die vorhandenen Höhlen angewiesen. Da kann der Fall eintreten, dass weniger Höhlen als Familien sind und nun können zwei oder mehrere Familien die gleiche Höhle bewohnen. Doch lebt jede Familie für sich, ihre Abteilungen gegen die Nachbarn mittels Zweigen, Rinden etc. abschließend.

Während der Zeit, wo die verschiedenen Familien aus ihren Jagdgebieten nach einem Felsencentrum zusammenfließen, werden wohl auch die meisten Ehen geschlossen. Die verschiedenen Familien eines Distriktes werden also im Laufe der Jahrhunderte untereinander blutsverwandt. Ein solcher Familienkomplex stellt einen Stamm, einen Clan vor, den die Wedda's selbst als Warge bezeichnen. Die Verf. zählen 9 solcher Clanbezirke auf. Die Glieder eines Clans haben oftmals gar keine Beziehungen zu denen eines andern, ja die meisten haben wohl nur einen dunkeln Begriff von der Existenz anderer Weddacentren. So wussten z. B. die Wedda von Wewatte nichts von der Existenz der Nilgalawedda's. In benachbarten Centren sind deshalb die anatomisch zusammengehörigen Menschen kaum

sprachverwandt, indem sie gerade für die wichtigsten Gegenstände, Bogen, Pfeil etc. verschiedene Wörter brauchen. So ist denn auch die Benennung der Warges wie dieses Wort wohl singhalesischen Ursprungs.

Einen sehr niedern Kulturzustand verraten die Wedda in der Leichenbehandlung. Es ist eine merkwürdige Thatsache, dass der Naturwedda ursprünglich eine Leiche an dem Orte, wo der Tod sich ereignete, einfach liegen ließ, ohne sich um sie weiter zu kümmern. Sie thaten ein Uebriges, wenn sie den Toten mit Zweigen oder Blättern bedeckten und zuweilen auch auf seine Brust einen schweren Stein legten. Der Ort, wo die Leiche lag, wurde verlassen und zwar wenigstens solange, bis völlige Verwesung eingetreten war. Heute wird auf Befehl der englischen Regierung die Leiche bestattet.

Das Belasten des Leichnams mit einem Steine wird dahin gedeutet, dass die Wedda die Seele des Verstorbenen am Verlassen des Leibes verhindern wollen. Vielleicht ist schon das Bedecken mit Laub und Zweigen auf dieses Bestreben zurückzuführen. Vor dem Skelette eines schon seit längerer Zeit Verstorbenen haben sie keine Scheu. Sie suchten auf Wunsch der Sarasin die Knochen und Knöchelchen nächster Verwandter im Sande zusammen. Die beschriebene Indifferenz des Naturwedda gegen die Ueberreste der Verstorbenen ist vielleicht dadurch zu erklären, dass sie glauben durch die Bedeckung der Leiche die Seele des Verstorbenen nicht nur temporär am Heraussteigen gehindert, sondern getötet zu haben.

Dass die Vorstellung des Fortlebens der Seele auch schon bei den Naturwedda besteht, wird aus der beschriebenen Handlung geschlossen, die aber im weitern zeigt, dass sie glauben dieselbe zurückhalten und vernichten zu können. Vielfach ist der Glaube unter ihnen verbreitet, dass sie nach dem Tode zu Geistern würden; ob aber diese lebten oder nicht, daran hätten sie noch nicht gedacht; sie beteten auch nicht zu ihnen und verehrten sie nicht.

Der hohe Wert, der im Leben der Naturwedda dem Pfeile zukommt, sichert diesem eine gewisse Verehrung.

Zaubersprüche sprechen sie zum Schutze gegen wilde Tiere, besonders wenn sie genötigt sind des Nachts den Wald zu durchstreifen. Es geschieht in Form eines wilden Geheules, welches wohl den Nutzen haben mag, wilde Tiere in Schrecken zu versetzen und vom Pfade wegzujagen.

Dass Gesang und Poesie bei den Wedda's auf tiefster Stufe stehen, wird nicht überraschen. Bei dem Pfeiltanze singen sie ihre einfachen Weisen, die aus vier unausgesetzt wiederkehrenden Tönen bestehen. Drei derselben sind in einstufigem Intervall von einander verschieden. Der erste ist die Sext des folgenden. Auffällig ist, dass diese Primitiv-Melodie der Wedda's große Aehnlichkeit mit der der Andama-

neseu hat. Zu dieser Melodie improvisieren sie oft die begleitenden Worte. Eine Alte sang, als ihr ein Silberstück geschenkt wurde: Muss es spalten, dann verteilen, dann verteilen; ein Wedda, dem Tabak und Betel geschenkt wurden, sang: Habe nun Betel, habe Tabak, fehlt mir noch Arekanuss, fehlt mir noch etc.

Die Poesie ist zum größten Teil nicht ursprünglich, sondern von den Singhalesen und Tamliden übernommen. Verf. glauben aber, dass folgendes Wiegenlied echt weddaisch sein dürfte:

Uyan kole puna la
Pana atten watscha la
Wandura kulal kawa la
Nidi waren puta la.

Nachdem ich dich zur Ruhe gelullt habe auf einem Uyanblatt,
Nachdem ich dich zugedeckt habe mit einem Zweige von Panablättern,
Nachdem ich dich gefüttert habe mit Wandurafleisch,
Komm und schlafe, mein Kind.

Die Verstandeskräfte der Naturwedda stehen quantitativ weit unter dem Mittel der Europäer. Der Horizont der Anschauungen und somit des Denkens ist außerordentlich beschränkt. Innerhalb seines engen Gesichtskreises aber bewegt sich der Wedda mit voller Freiheit und Leichtigkeit.

So glauben denn die Verf., dass nicht eine einzige Erfindung, wie Axt, Bogen und Pfeil, Feuerzeug, Primitivhütte von den Wedda's selber ausgegangen sei. Alle sind vielmehr nur langsam von ihnen aufgenommen worden, nachdem sie im Schoße einer viel höhern Varietät entstanden sind. Je höher eine Varietät, um so größer ist ihre Receptivität, um so radikaler geht sie vor in der Einführung von Verbesserungen. So kommt es, dass Zustände und technische Erungenschaften, welche ein höherer Stamm vor Jahrtausenden schon durchlaufen hat, bei receptiv also geistig schwächeren Völkern bis zur Stunde festgehalten werden. Geistig produktiv sind überhaupt stets nur einzelne Individuen der höchsten Varietäten.

Bei vielen Varietäten äußert sich dann eine bestimmte Art der Produktivität in einer für ihr Denken und Empfinden charakteristischen Stilisierung der ihnen zufließenden Ideen und Erfindungen. Doch auch diese Art der Produktivität ist den Wedda fremd. Ihre Geräte sind ganz phantasielos angefertigt und zeichnen sich vor andern gleich niederer Stufe durch nichts aus, was als spezifisch weddaisch bezeichnet werden könnte.

Aus dem trotzigen, verdrossenen Gesichtsausdruck, den sie Fremden gegenüber einnehmen, aus ihrer Verslossenheit schloss man vielfach auf ihre Stupidität. Ist aber ihr Zutrauen gewonnen, so belebt sich ihr Gesicht.

Gegenständen, die dem Wedda neu sind, tritt er mit einer Mischung von Erstaunen und Aengstlichkeit entgegen, die sich bis zu größtem Schrecken steigern kann.

Zählen kann ein von fremden Einflüssen nicht berührter Naturwedda gar nicht, auch nicht an den Fingern. Dagegen wird mitgeteilt, dass ein Wedda in drei Monaten bis 18 zählen lernte.

Namen für Tage oder Monate haben sie keine. Die Tageszeiten werden nach dem Stande der Sonne bezeichnet. Die Entfernungen messen sie auch nach dem Sonnenstande. Bis da und dahin ist es so weit, bis die Sonne senkrecht steht.

Von Heilmitteln gegen Krankheiten wissen sie nichts. Die Kulturwedda lernten die singhalesische Medizin kennen.

Zufriedenheit ist der hervorragendste Charakterzug der Naturwedda. Sie empfinden kein Bedürfnis nach höherem Lebensgenuss. Auf die Kultur-Inder sehen sie mit Verachtung nieder.

Auf ihre persönliche Freiheit sind sie äußerst eifersüchtig. Die ganz wenigen Familien, welche sich trotz englischer Nötigung zur Ansiedelung in ihrem ursprünglichen Zustande in den Felsklüften herumtreiben, verachten ihre Genossen, die sich zum Kulturleben zwingen ließen. Keinen der Angesiedelten lassen sie zu sich herauf. Sie drohen den niederzuschießen, welcher sie holen will.

Eine andere Charaktereigenschaft ist ihre Reizbarkeit und ihr Jähzorn. Sie äußern sich vor allem, wenn sie ausgelacht werden. So erzählt Steven: Es war während eines ihrer Tänze, dass mir ein Wedda einen sehr überzeugenden Beweis der großen, ich kann sagen, einer der hauptsächlichsten Eigentümlichkeiten des wilden Wedda gab. Er will nicht als lächerlich dastehen. Wenn man versuchen wollte ihn auszulachen, ist es wahrscheinlich, dass er eine schleunige Rache nehmen wird. Während eines Tanzes bei einer Gelegenheit des Nachts schwelgten sie in so eigentümlich komischen Fratzen, dass ich unwillkürlich zu lachen begann. Ich hatte kaum meine, dem Momente nicht wohl angepasste, Heiterkeit begonnen, als ein Wedda den Pfeil aus dem Boden zog, sein Bogen war in einem Augenblick in seiner Hand und bevor ich mich rühren konnte, schwirrte ein Pfeil an mir vorüber. . . .

Ernsthaftigkeit liegt seinem Temperament zu Grunde, sodass von einzelnen Clans geradezu gesagt wird, dass sie nie lachen oder auch nur lächeln.

Dass aber der Humor nicht allen Wedda's fehlt, erfuhren die Verf. öfters. Sie erzählen z. B.: Nachdem wir die von Kolonggala reichlich beschenkt hatten, gab der eine von uns einem jeden noch derb die Hand und wir gingen davon. Kurz nachher drehten wir uns um und bemerkten, wie sie sich gegenseitig lachend die Hände gaben

und sich sichtlich amüsierten über die ihnen offenbar äußerst sinnlos erscheinende Geberde.

Wahrheitsliebe ist ein weiterer Grundzug ihres Charakters. Alle ihre Angaben sind kurz und wahr. Die Lüge haben sie noch nicht erworben. Diese ist als eine Waffe zu betrachten zum Zwecke entweder sich zu schützen oder einen Vorteil zu erringen. Die Furcht führte wohl zur ersten Entstehung der Lüge. Den ersten Schatten derselben gewahrten die Verf. bei einem alten Wedda von Danigala. Wir hätten, schreiben die Verf., sehr gerne seine Höhle auf dem Danigala besucht. Er ließ aber keinen hin. Als wir auf unserem Wunsche beharrten und er offenbar zu fürchten begann, wir wollten unser Vorhaben durchsetzen, wodurch ihm seine Freiheit und die der Seinen gefährdet schien, warf er sich auf Ausflüchte, es sei zu weit hin und kein Weg. Wir wussten aber, dass es nicht eine deutsche Meile dorthin sein konnte. . . Dies war die einzige Unwahrheit, die wir bei einem Naturwedda konstatieren konnten.

Gastfreundschaft, die sich auch in Mitleid gegen Fremde äußert, die sich in Not befinden, ist ihnen eigen. Diese Gutherzigkeit äußert sich auch in der öfters auftretenden Dankbarkeit gegen erwiesene Freundlichkeiten und Wohlthaten, die sie durch Gegengeschenke zum Ausdruck bringen.

Schonung fremden Eigentums rühmen ihnen die Verf. weiter nach, sodass ihnen selbst die Vorstellung des Diebstahls noch fremd ist.

Todesmut zeigt der Wedda, wenn er zum Kampfe genötigt wird.

Bei den guten Eigenschaften der Wedda haben wir es nicht mit einer bewussten Verfolgung etwaiger religiös-moralischer Vorstellungen zu thun, sondern mit natürlicher, sich selbst nicht bewusster Herzensgüte. Es fehlt ein moralisches Gesetz. Die Erkenntnis von gut und böse haben sie noch nicht erworben.

Geleitet von den irrtümlichen Meinungen, die Naturwedda's seien in ihrer Bedürfnis- und Besitzlosigkeit als unglückliche Menschen zu bemitleiden, wurde versucht die Naturwedda's zur Ansiedelung und Bebauung des Bodens zu locken und zu nötigen. Die in den festen Ansiedelungen Sesshaften hoffte man der christlichen Religion zuzuführen. Der Erfolg dieser Versuche dient nicht unwesentlich zur Charakterisierung dieser Menschenvarietät. Man errichtete Schulen. So gänzlich schlug der Versuch durch Schulung sie zu kultivieren fehl, dass man schon nach 7 Jahren denselben aufgab. Als Erfolg der Christianisierung wurde das Aufgeben der Tänze angesehen und ihre Bereitwilligkeit Ansprachen anzuhören. Sie ließen sich auch wohl taufen; aber fast alle von diesen, heißt es in einem Berichte, sind wieder zu ihren frühern Gewohnheiten und Narrheiten zurückgekehrt, sie haben vergessen, was sie hörten.

Der Sprache der Wedda's liegt das Singhalesische zu Grunde. Gerade aber für die Gegenstände, die ihnen als die wichtigsten erscheinen, wie Axt, Bogen, Pfeil, auch für Berg, Hütte, Wasser, für Tiere, wie Affe, Bär, Büffel, Elephant, Fisch, Hirsch, Leopard, Schwein haben sie wenigstens in bestimmten Distrikten Worte, die sich nicht als dialektische Formen des Singhalesischen auffassen lassen.

Echte Weddaworte, Reste ihrer Ursprache, dürften also jedenfalls selten sein.

Robert Keller (Winterthur).

Ergebnisse von Forschungen in lebensgesetzlicher und mechanisch-ätiologischer Hinsicht.

Referierendes und Diskutierendes.

Von Friedrich Dreyer in Kiel.

I. O. Bütschli, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose- und Chitinmembranen¹⁾.

Bütschli berichtet über weitere Ergebnisse seiner fortgesetzten Untersuchungen über organische Elementarstruktur.

1) Weitere Fälle schaumiger Gerinnung. — Früher wurde schon gezeigt, dass durch Gerinnung von Eiweiß, Gummi arabicum und Gelatine feinschaumig strukturierte Produkte resultieren; nun kann über folgende weitere Fälle dieser Art berichtet werden.

a) *Lösliche Stärke*. — Ein Deckglas mit etwas eingedickter wässriger Lösung sogenannter „löslicher Stärke“ bestrichen und darauf in Alkohol gebracht, zeigt bald ganz zusammenhängende, bald aber auch plasmodienartig netzige Ueberzüge von feinschaumig geronnener Stärke. Gewöhnlich finden sich in den Lücken der plasmodienartig geronnenen Stärke auch zahlreiche gröbere bis feinere feinschaumige Kügelchen vor, d. h. Tröpfchen, die sich während der Gerinnung abgelöst haben oder durch teilweisen Zerfall des Netzwerkes entstanden sind. Diese Kügelchen besitzen stets eine sehr wohl ausgebildete Alveolarschicht von der früher beschriebenen Beschaffenheit.

b) *Collodium*. — Sehr schöne, äußerst feine Gerinnungsschäume bilden sich ferner aus Celloidin- oder Collodiumlösungen, wenn man dieselben auf Deckglas oder Objektträger fein aufstreicht und in Wasser zur Gerinnung bringt. Je nach der Konzentration der verwendeten Lösung erhält man wie bei der Stärkelösung zusammenhängende oder netzig-plasmodienartige Gerinnungsprodukte. Für die Gerinnungs-

1) Mit 3 Lichtdrucktafeln. — Heidelberg, Carl Winters Universitätsbuchhandlung, 1894.

schäume überhaupt ebenso wie für die am Glase haftenden Oelseifenschäume hatte sich nach den bisherigen Untersuchungen als Regel herausgestellt, dass die Struktur nach dem Rande zu immer feiner wird und der äußerste, dünnste Randsaum fast immer strukturlos, glasartig erscheint. Denselben Befund zeigen auch die Collodium-Gerinnungsschäume. Schon früher hatte Bütschli die Vermutung ausgesprochen, dass auch der äußerste Randsaum dieselbe Struktur besitzt, wie der von ihm umrahmte Körper, nur dass sie sich hier so verfeinert, dass sie sich der optischen Wahrnehmung entzieht. Diese Vermutung findet in folgendem Verhalten des Collodiumschaumes eine Stütze. Lässt man denselben austrocknen, so dass Luft in das Wabenwerk eindringt, so wird durch die hierdurch eintretende Steigerung des Unterschiedes in der Lichtbrechung zwischen Gerüstwerk und Wabeninhalt (nunmehr Luft) das Strukturbild gerade der dünneren Partien des Schaumkörpers deutlicher und — was das Wichtige hierbei ist — die feine Wabenstruktur lässt sich bedeutend näher an den Rand heran verfolgen, d. h. Partien des Randes, die im Wasser homogen erschienen, erscheinen jetzt deutlich strukturiert. Hieraus ist wohl zu entnehmen, dass die Struktur auch schon vorher vorhanden war und sich nur wegen ihrer Feinheit, wegen der Blässe der Zeichnung bei geringerem Unterschied in der Lichtbrechung der Beobachtung entzog. Ebenfalls zur Bildung der Schaumstruktur kommt es, wenn man die Collodiumlösung einfach an der Luft eintrocknen lässt, sie wird hier nur noch feiner wie bei dem in Wasser resultierenden Gerinnungsprodukt.

c) *Harze.* — Zu den Versuchen wurden herangezogen der in den Laboratorien gebräuchliche Damarlack, eine Lösung von Damar in gleichen Volumteilen Xylol und Terpentinöl, ferner Schellack und Colophonium in alkoholischen Lösungen. Durch Einlegen von mit der Harzlösung bestrichenen Deckgläsern oder Objektträgern in Wasser erhält man schöne Gerinnungsschäume. Bei Damarlack geht die Schaumbildung langsam vor sich, es dauert ein bis mehrere Tage, bis die doch nur dünne Schicht durch und durch schaumig geworden ist, ein langsamer Verlauf des Prozesses wie bei der Bildung der Oelseifenschäume. Die alkoholischen Lösungen von Schellack und Colophonium dagegen gerinnen in Wasser sehr rasch. Diese Verschiedenheit ergibt sich aus dem Umstand, dass der Alkohol, das Lösungsmittel für Schellack und Colophonium, rasch viel Wasser aufnimmt, was einen schnellen Entmischungsprozess mit Ausscheidung feinsten Tröpfchen wässrigen Alkohols hervorrufen muss, während das Lösungsmittel des Damarharzes nur wenig und langsam Wasser aufnimmt, weshalb der Entmischungsvorgang auch entsprechend langsam verläuft. Dies und der Umstand, dass der Damarlack unter solchen Verhältnissen längere Zeit flüssig bleibt, werden es auch bedingen, dass der Damarschaum

gröber ausfällt, wie der der beiden anderen Harze. — Der Damar-
schaum erweist sich als besonders geeignet zu Beobachtungen über
die Art und Weise, wie sich beim Austrocknen die Waben mit Luft
füllen. Bei längerem Liegen in Wasser wird er fest. Die Luftfüllung
beim Austrocknen erstreckt sich nicht durch den ganzen Schaumkörper;
sie ergreift vorzugsweise die größeren Waben und die randlich ge-
legenen, die anderen verschwinden entweder ganz oder werden doch
viel undeutlicher. Die Luftfüllung erfolgt nicht nach einem Platzen
der Wabenwand, sondern die geschlossene Wabe füllt sich mit Luft,
die in dem Maße eindringt, als der flüssige Inhalt verdunstet. Man
könnte vermuten, dass die in den Waben auftretenden Gasblasen nicht
Luft seien, sondern Dampf der Wabenflüssigkeit. Bütschli erscheint
dies unwahrscheinlich, da man sehen kann, dass die Flüssigkeit der
geschlossenen Waben meist sehr rasch, häufig geradezu momentan
verdunstet, ihre Dämpfe also durch die dünne Harzmembran müssen
austreten können, was auf der anderen Seite natürlich erscheinen
lässt, dass die Luft durch die Wabenwand wird eindringen können.
In Bezug auf diese Schlussweise muss ich (Referent) sagen, dass ich
sie nicht verstehe. Dass der flüssige Inhalt der Wabe sehr schnell zu
verschwinden scheint, wird wohl zu einem großen Teile auf Rechnung
des Umstandes zu setzen sein, dass der mikroskopischen Beobachtung
die räumlichen Verhältnisse bei Gleichbleiben der Zeit vergrößert sind,
das Verhältnis der beiden Formen der Anschauung derart verschoben
ist, dass auf gleiche Zeiteile größere Raunteile fallen, dass bei ein-
tretender räumlicher Veränderung die Bewegung eine schnellere scheint,
desselben Umstandes, der die Bewegungen der mikroskopischen Orga-
nismen so schnell erscheinen lässt. Was aber weiterhin diese Sache,
das Beobachtungsbild gerade des schnellen Verdunstens, als Beweis-
mittel mit dem Folgenden zu thun hat, scheint mir nicht ersichtlich:
ob der Wabeninhalt schnell oder langsam verdunstet, in beiden
Fällen wird doch wohl hieraus zu entnehmen sein, dass seine Dämpfe
durch die Wabenwand werden austreten können und austreten. Dass
dies andererseits plausibel erscheinen lässt, dass auch Luft durch die
Wabenwand im allgemeinen wird eindringen können, ist richtig, eine
andere Frage ist es aber, ob sie dies in unserem in Rede stehenden
speziellen Falle auch thut. Es liegt Nötigung vor, dass, so lange
die Verdunstung dauert, Dampf der Wabenflüssigkeit nach außen tritt:
er wird fortgesetzt durch die Wand nach außen gedrängt, da der gas-
förmige Zustand mehr Raum beansprucht wie der flüssige. Wenn alle
Flüssigkeit in Gasform übergegangen ist, wird die Wabe wohl von
dem Dampf der ehemaligen Wabenflüssigkeit erfüllt sein, von so viel,
als die Wabe zu fassen vermag. Nach und nach wird dann allerdings
auch dieser Wabendampf nach außen diffundieren und so die Wabe
schließlich mit Luft gefüllt sein, aber dies wird doch wohl erst

eintreten, sobald keine Flüssigkeit mehr vorhanden ist. So lange die Verdunstung im Gange ist, ist doch wohl der Druck und das Drängen nach außen das Stärkere und Maßgebende, um so mehr, je schneller die Verdunstung vor sich geht und ich sehe keinen Grund zu der Annahme, dass das bei der Verdunstung in der Wabe auftretende Bläschen Luft und nicht Dampf der Wabenflüssigkeit enthielte und dass Luft in dem Maße eindringe, als die Wabenflüssigkeit verdunstet. — Bringt man ausgetrockneten Damarschaum in Alkohol, so werden von diesem unter Absorption des gasförmigen Inhaltes die Wabenräume ausgefüllt. — Dieselben Erscheinungen beim Austrocknen lassen sich auch an den früher beschriebenen, durch Emulsionierung von Gelatine und Olivenöl hergestellten feinen Gelatineschäumen beobachten. — Wie schon bemerkt bleiben beim Austrocknen des Damarschaumes nicht alle Waben in ihrer ursprünglichen Form mit ihrem ursprünglichen Lumen bestehen, sondern viele — wohl solche, deren Wände noch etwas weich und nachgiebig geblieben sind — werden faltig und runzlig und fallen zusammen, so, dass sich schließlich obere und untere Wand dicht aufeinanderlegen. Es erhebt sich nun die Frage, ob dies ein vollständiges, endgiltiges Schwinden der Wabe bedeutet, d. h. ob etwa die aufeinander gefallen Wände zu einer homogenen Masse verschmelzen. Dies ist schon von vornherein unwahrscheinlich und durch nähere Untersuchung lässt sich auch das Gegenteil nachweisen. Bringt man einen Damarkörper, bei dem durch Austrocknen die Hohlräume verschwunden sind, in etwa 25proz. Alkohol, so dehnt er sich durch Aufnahme von Alkohol wieder aus und dieselben Waben kommen wieder zum Vorschein in derselben Form, derselben Größe und in derselben Konstellation wie früher. Das Austrocknen und Wiederauflösen lässt sich mit demselben Erfolg mehrere Male wiederholen. Die Waben im ausgetrockneten Damarschaum sind also nicht völlig verschwunden, sondern nur kollabiert und deshalb unsichtbar geworden und auch in dem scheinbar homogen gewordenen Körper ist die ursprüngliche Struktur noch enthalten. Dies Ergebnis dürfte noch besser als die seiner Zeit mitgeteilten entsprechenden an Gelatineschaum gewonnenen Ergebnisse erweisen, dass in anscheinend homogenen, quellbaren Körpern recht wohl feinste Hohlräume vorgebildet sein können, ja man möchte sagen, müssen¹⁾, die sich bei der Quellung mit Flüssigkeit füllen und ausdehnen. — Wie schon bemerkt schrumpfen beim Austrocknen die Waben nicht allseitig etwa gleichmäßig zusammen, sondern sie fallen zusammen in der Weise, dass sich obere und untere Wand aufeinander legen. Der ganze Körper zieht sich in Folge dessen in seiner Flächenausdehnung, der Breite, nur sehr wenig zusammen, hauptsächlich dagegen in der Dicke; umgekehrt findet dann beim Wiederauf-

1) „müssen“ ?

quellen die hauptsächlich Zunahme in der Richtung der Dicke resp. Höhe des Schaumkörpers statt. Dieselbe Erfahrung machen wir auch an quellbaren Körpern überhaupt, die unter ähnlichen Verhältnissen eingetrocknet wurden: eine Gelatine- oder Leimtafel z. B. zeigt dies Quellen vorwiegend in der Dickenrichtung sehr ausgesprochen. Dies macht es wahrscheinlich, dass bei quellbaren Körpern im allgemeinen auch die gleichen Bedingungen hierzu Veranlassung geben wie bei denen mit erwiesener Wabenstruktur. Hierdurch erhält auch die seiner Zeit ausgesprochene Vermutung, dass auch das Homogenwerden des trockenen geronnenen Eiweißes auf dem Kollabieren der Waben beruhe, eine Stütze und die bekannte Thatsache des verschiedengradigen Quellungsvermögens in verschiedenen Richtungen des Raumes eine gewisse Erklärung. — Wird auf Objektträger oder Deckglas in dünner Schicht aufgetragene alkoholische Schellacklösung an der Luft getrocknet, so wird sie rasch trübe und schließlich ganz weiß. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die austrocknende Schellackschicht zweierlei Strukturen annehmen kann: entweder trocknet sie als zusammenhängende feinwabige Schicht oder sie zerfällt in sehr kleine, dichtgelagerte, in der Krystallographie unter dem Namen der Globuliten bekannte Kügelchen. Der erstere Modus verdient als von hierhergehörigem Interesse hier genannt zu werden, auf Globulitenbildung wird nachher noch einzugehen sein.

2) Beobachtungen über Strukturen eingetrockneter Kieselsäure. — Sogenannte lösliche Kieselsäure oder Kieselsäuregallerte liefert bei langsamem Eintrocknen eine etwas weißlich-trübe, hornartige, sehr spröde Masse. Diese lufttrockene Masse lässt in Wasser gebracht reichlich Luft in kleinen Bläschen entweichen und wird unter Wasseraufnahme glasartig durchsichtig. Sie verhält sich also ähnlich wie die unter dem Namen Hydrophan bekannte natürliche Kieselsäure. Wieder an der Luft getrocknet werden die Stücke so trübe und weißlich wie früher. Bei mikroskopischer Untersuchung lässt die lufttrockene Kieselsäure keine Struktur erkennen. Bei der im Wasser glasig gewordenen Masse jedoch trat bei langsamem Eintrocknen unter dem Mikroskop zu einem gewissen Zeitpunkt plötzlich eine feinwabige Struktur auf, die jedoch nur wenige Minuten sichtbar blieb und dann unter Verblasen wieder gänzlich verschwand. In dem Verhalten der Kieselsäure liegt also ein gutes Beispiel vorübergehend deutlicher Strukturen vor und ein solches Sichtbarwerden von verborgenen Strukturen in anscheinend strukturlosen Massen ist ja besonders für die Diskussion der Struktur von Erzeugnissen des Organismus von Wichtigkeit. — Ob die Struktur der Kieselsäure als rein wabige oder als (in dem nachher zu besprechenden Sinne) globulitisch-wabige anzusehen sei, lässt Bütschli vorläufig unentschieden. Ebenso ist eine plausible Erklärung für den Gesamtverlauf der Phänomene des Kieselsäure-

experimentes für heute noch nicht zu geben: Die weißlich-trübe Beschaffenheit im lufttrockenen Zustand wird auf Lufthaltigkeit der Struktur beruhen, wie das Austreten von Luft in Wasser zeigt, die glasartige Durchsichtigkeit im wassererfüllten Zustande beruht jedenfalls auf dem geringeren Brechungsunterschied zwischen Wasser und dem Kieselsäuregerüst; die Aufklärung aber darüber, wie es zu verstehen ist, dass die Struktur beim Austrocknen kurze Zeit so deutlich hervortritt und darauf wieder verschwindet, ist von ferneren Untersuchungen zu hoffen.

3) Untersuchungen über die Sphärokrystalle und Krystalle des Inulins sowie anderer Körper. *a) Inulin.* — Seine früheren Untersuchungen über den feineren Bau der Stärkekörner (Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, 1893, S. 89—102) hatten Bütschli veranlasst, auch die Struktur der sog. Sphärokrystalle des Inulins zu untersuchen. Schon hier konnte er als Ergebnis berichten, dass diesen derselbe Bau wie den Stärkekörnern zukomme, also ein konzentrisch-geschichtet-wabiger. In seiner vorliegenden Publikation schildert Bütschli nun eine Reihe an Inulin gewonnener experimenteller Ergebnisse, die dies schon vorher gewonnene Resultat weiterhin bestätigen und spezifizieren.

b) Sphärokrystalle anderer Verbindungen. — Um das Verständnis der Sphärokrystalle des Inulins und der Stärke zu vervollständigen, untersucht Bütschli analoge Bildungen, die sich gelegentlich aus anorganischen Stoffen bilden. Er fand denn auch hierbei gute Beispiele sphärokrystallinischer Bildungen, die sich in fast allen Punkten jenen des Inulins anschließen. — In erster Linie als geeignet erwies sich das gewöhnliche phosphorsaure Natron $\text{Na}_2\text{H PO}_4 + 12 \text{H}_2\text{O}$. Eine 5proz. Lösung, in sehr dünner Schicht auf dem Objektträger eingetrocknet, ergibt in der Regel zahlreiche mehr oder weniger langgestreckte glasige Krystallblätter (monoklin), zuweilen aber auch eine vollkommen unkrystallinische glasige strukturlose Schicht. Nach kürzester Zeit beginnen die Krystallblätter oder die glasige Masse sich zu verändern, indem Verwitterung auftritt. Es gehen hierbei nach den hierüber vorliegenden Angaben 5 Moleküle Wasser verloren und resultiert das Salz $\text{Na}_2\text{H PO}_4 + 7 \text{H}_2\text{O}$. Dieses Salz nun tritt innerhalb der Krystallblätter oder in der glasigen Masse in schönen Strukturen auf und zwar in dreierlei Modifikationen: entweder tritt es in unregelmäßig feinwabiger Masse auf, oder es zeigen sich parallele Reihungen der Waben und damit Streifungen, die jedoch in einem und demselben ehemaligen Krystallblatt in sehr verschiedenen Richtungen und, wie es scheint, ohne bestimmte Beziehungen zu den Umrissen des Blattes verlaufen, oder endlich es bilden sich die schönsten Sphären von zum Teil sehr beträchtlicher Größe aus, die in allen wesentlichen Punkten jenen des Inulins entsprechen. Ähnliche Verhältnisse zeigt das essigsaure Blei und kleine Sphärenbildungen ließen

sich ferner beim Eintrocknen von Lösungen von doppelchromsaurem Kali und Pikrinsäure beobachten. — Besonders bekannt wegen seiner Neigung zur Bildung von Sphärokrystallen ist der kohlensaure Kalk. Die sogenannten Calcosphärite bilden sich leicht, unter experimentell geschaffenen Bedingungen sowohl wie in der Natur, namentlich auch in Organismen. Die Analogie dieser Gebilde mit andersartigen Vorkommnissen in Organismen gab verschiedenen Forschern, so Harting, Famintzin, Hansen, schon früher Anregung, gerade mit diesen Calcosphäriten sich näher zu beschäftigen. Bütschli zieht auch sie in den Kreis seiner Untersuchungen und ist in der Lage eine Reihe spezieller Ergebnisse zu schildern, die unsere Kenntnis des Gegenstandes vervollkommen und ihn zum Teil in der Richtung seiner Bestrebungen verwertbar erscheinen lassen.

c) *Salmiak*. — Waben- und Sphärenbildung schildert Bütschli ferner, die in Krystallskeletten von Salmiak (NH_4Cl) sich bilden.

d) *Sogenannte zonare Struktur von Plagioklaskrystallen in Andesit*. — Durch die vorstehenden Ergebnisse war die Frage nahegelegt, ob die an Krystallen beobachteten sogenannten zonalen Strukturen zum Teil vielleicht auf denselben Verhältnissen beruhen, die der Schichtung der Sphärokrystalle zu Grunde liegen. In dieser Hinsicht ergab ein Präparat von Andesit mit schönen Plagioklaskrystallen überzeugende Resultate. Die Untersuchung dieser zum Teil sehr feingeschichteten Krystalle mit starken Vergrößerungen ließ an nicht wenigen Stellen die vermutete Struktur der zarten Schichten genügend deutlich, wenngleich blass und fein erkennen: es handelt sich um die im Vorhergehenden mehrfach besprochene feinwabige Struktur der Schichten. Es ist zu vermuten, natürlich nach dieser ersten orientierenden Untersuchung weiterhin noch zu bestätigen, dass viele an Krystallen beobachteten Fälle, besonders feinerer, zonarer Schichtung in dieser Weise ihre Erklärung finden werden.

e) *Phytovitellinkrystalle*. — Endlich ergab die Untersuchung von aus Kürbissamen dargestellten Phytovitellinkrystallen, dass auch die quellbaren Eiweißkrystalle denselben Bau besitzen wie die Sphärokrystalle: der bekanntlich besonders bei der Quellung hervortretenden Schichtung liegt auch hier wabiger Bau zu Grunde.

f) *Allgemeine Beurteilung der geschilderten Strukturverhältnisse der Sphärokrystalle und Krystalle*. — Für die früher beschriebenen wabigen Strukturen der geronnenen Stoffe und flüssigen Schäume ließ sich die Realität der schaumartigen Struktur im allgemeinen bestimmt nachweisen und da wir wissen, dass und inwiefern sie Entmischungsvorgängen ihre Entstehung verdanken, war uns dieser ihr Bau auch kausal-genetisch verständlich. Für die im Vorstehenden geschilderten ähnlichen Strukturbilder der krystallinischen Stoffe dagegen ist die Frage, ob sie ebenfalls auf einem wirklich schaumartigen Bau beruhen,

trotz ihrer anscheinend so großen Uebereinstimmung mit den erstgenannten, recht zweifelhaft. Dass zu dieser zweiten Kategorie auch die Strukturen der Stärkekörner gehören, ist sicher, da ihre Uebereinstimmung mit jenen des Inulins und der übrigen Sphärokrystalle so vollständig ist, dass über ihre Deutung als Sphärokrystalle kein Zweifel sein kann. Behufs Deutung der Strukturen dieser letztbesprochenen krystallinischen Stoffe legt nun Bütschli folgende Erwägungen vor. Krystallisierende Stoffe haben bekanntlich die Neigung, bei der Verdampfung ihrer Lösung, namentlich wenn die eigentliche Krystallbildung irgendwie behindert ist, sich in Gestalt kleiner bis kleinster Kügelchen, den schon früher erwähnten Globuliten, auszuschcheiden. Diese Globulite werden in der Regel und wohl sicher mit Recht, als Tröpfchen einer sehr übersättigten Lösung des betreffenden Stoffes betrachtet, die mehr oder weniger rasch in den festen Zustand übergehen können. Durch Eintrocknen der zu den im Vorstehenden berichteten Untersuchungen herangezogenen Lösungen von Salmiak, doppeltchromsaurem Kali, Pikrinsäure, Bleizucker etc. erhält man vielfach hübsche Globuliten, häufig in großer Menge. Die Globuliten sind sehr klein, ja ihre Größe sinkt allmählich zu äußerster Kleinheit herab, was die Vermutung hervorruft, dass auch eine Menge Globuliten gebildet werden, deren Kleinheit nicht mehr gestattet, sie wahrzunehmen. Zusammengruppierungen solcher Globulite unter teilweisen Verschmelzungen sind nach den Untersuchungen früherer Forscher, in erster Linie Vogelsangs, sehr häufig und mannigfaltig. Besonders häufig sind reihenförmige Anordnungen in geraden oder gebogenen oder mehrfach verzweigten Linien; auch dicht zusammengeordnete mehrfache Reihen finden sich nicht selten. Ebenso konnte sich Bütschli davon überzeugen, dass sich verschiedentlich Krystallskelette vom Salmiak und übermangansauerm Kali aus verschmolzenen Globuliten aufbauen. Andererseits bilden sich bei verschiedenen Stoffen, so aus Schellacklösung, von doppeltchromsaurem Kali, von Pikrinsäure, Zusammengruppierungen, die sehr an kleine Sphären erinnern, dadurch, dass sich die Globuliten zu kleinen Kreisen ordnen, in deren Zentrum auch ein einzelner Globulit liegen kann und wozu sich gelegentlich noch weitere äußere konzentrische Kreise gesellen können. Ferner trifft man zuweilen auch ganze Schichten flächenhaft dicht zusammengelegter Globuliten (z. B. bei Salmiak), die bei hoher Einstellung ein schön netziges Bild geben, das dem eines wirklichen Wabenwerkes bei tiefer Einstellung vollkommen entspricht. Diese Thatsachen legen die Frage nahe, ob die geschilderten, als wabenartig bezeichneten Strukturen krystallisierbarer Stoffe etwa nicht auch durch besonders geartete Vereinigungen von Globuliten entstehen. Im Hinblick auf den Umstand, dass die Globuliten geneigt sind, sich unter teilweiser Verschmelzung zu kleinen Kreischen zusammenzugruppieren, die sich auch

zu hohlen Halbkügelchen und Ganzkügelchen ergänzen können, liegt die Vermutung nahe, es möge der wabige Bau der in Frage stehenden krystallinischen Stoffe darauf beruhen, dass sich um ein solches hohles, aus Globuliten entstandenes Kügelchen successive weitere anlagerten und dass auf solche Weise die wabige Struktur entstehe. Bütschli gibt dieser Deutung bei der augenblicklichen Lage unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete den Vorzug der meisten Wahrscheinlichkeit und erwähnt dabei, dass er speziell beim Inulin sogar bestimmte Anzeichen dafür gefunden habe, dass sich wirklich derartige hohle Kügelchen an dem Aufbau der Sphären beteiligen. Doch will er hiermit nicht ausschließen, dass möglicherweise auch echt wabige Strukturen vorkommen, da es einstweilen nicht völlig abzuweisen ist, dass die Strukturen zum Teil gemischte sein können, d. h. sich teils wabig, teils globulitisch verhielten. Diese Möglichkeit wird noch dadurch unterstützt, dass ja die ursprünglichen Globuliten selbst als Tröpfchen über-sättigter Lösung anzusehen sind und nicht ausgeschlossen erscheint, dass in ihnen, resp. in einem durch ihre Vereinigung entstandenen ansehnlicheren Tropfen, ein weiterer Entmischungsvorgang zu echt wabigen Strukturen führen könnte. Auch für diese Annahme vermag Bütschli eine Beobachtung anzuführen: Bringt man auf einen Objekt-träger eine Probe einer Lösung von Terpentinöl in überschmolzenem Schwefel und bedeckt sie mit einem unterstützten Deckglase, so bleiben hier die Schwefelglobuliten, die sich gebildet haben, mehrere Wochen flüssig. In diesen Globuliten ist nach einigen Wochen eine sehr deutliche wabig-konzentrische Struktur zu bemerken, die durch einen Ent-mischungsvorgang entsteht, indem sich schwächer lichtbrechende feinste Tröpfchen in dem Globuliten ausscheiden. Demnach kann in den Schwefelglobuliten unter Umständen ein weiterer Entmischungsprozess stattfinden mit Ausbildung einer echt wabigen Struktur.

4) Untersuchungen über die Struktur der Cellulosemembranen. — Zunächst untersuchte Bütschli die Zellhaut der Alge *Caulerpa prolifera* im Querschnitt. Dieselbe zeigt so bekanntlich feine Schichtung und eine nähere Untersuchung ergab auch hier wabigen Bau in der Weise, dass jede Schicht von einer Wabenlage gebildet wird. Als weitere Objekte der Untersuchung wurden herangezogen Baumwollfasern, Leinenfasern und Bastzellen von *Nerium Oleander*. Als zweckmäßige Untersuchungstechnik erwies sich hier die Zertrümmerung durch das sogenannte Karbonisierungsverfahren: Zerklopfen der Fasern nach vorheriger mehrtägiger Behandlung mit konzentrierter Salzsäure oder mehrtägiger Behandlung mit *Eau de Javelle* auf dem Wärmeschränk. Um die zarten Bruchstücke deutlicher sichtbar zu machen, wird vorher mit Eisenhämatoxylin oder Congoroth stark gefärbt. Den besten Anhalt nach diesem Verfahren gaben die Bruchstücke, die zwar noch nicht in feinste Partikelchen zerfallen waren, sondern noch strukturellen

Aufbau besaßen, aber doch immerhin so fein waren, dass sie diesen Aufbau in der nötigen Klarheit erkennen ließen. Das Beobachtungsergebnis war auch hier wabiger Bau und zwar, wie im Hinblick auf die Natur der Objekte plausibel erscheint, ein längegerichteter. Auch für die Zellwände des Hollundermarkes konnte durch das gleiche Verfahren die gleiche Struktur konstatiert werden. Ob die Struktur für eine echt wabige oder für globulitisch anzusprechen ist, wagt Bütschli noch nicht bestimmt zu entscheiden. Beides wäre ja denkbar und möglich. Folgende Beobachtung scheint jedoch zu Gunsten einer echt wabigen Struktur zu entscheiden: Durch energisches Zerklopfen erhält man vielfach sehr kleine Partien der Membranen, die nicht mehr faserig netzig erscheinen, sondern bei tiefer Einstellung unregelmäßig wabig. Dass diese Partien wirklich wabig strukturiert sind, geht nun mit ziemlicher Sicherheit aus ihrem optischen Verhalten hervor und zwar daraus, dass sie bei hoher Einstellung ein engmaschiges falsches Netzbild zeigen. — Auch empfehlenswert ist die Untersuchung in trockenem Zustande, in Luft, da die Strukturelemente so wegen der stärkeren Lichtbrechung noch schärfer hervortreten. — Als weitere Untersuchungsmethode kommt die Quellung in betracht, die ja auch die feinere Struktur der Stärkekörner sichtbar werden ließ. Als Quellungsmittel leistete Bütschli Kupferoxydammoniak, in dem vorher schon Cellulose in ziemlicher Menge aufgelöst wurde, gute Dienste. In den gequollenen Fasern tritt sofort die für sie charakteristische schraubige Streifung hervor und zwar sieht man, wenn die Quellung einen gewissen Grad erreicht hat, stets zwei sich kreuzende Streifensysteme. Das Bild der Kreuzung mag zum Teil daher kommen, dass der stärker hervortretende Streifenverlauf in verschiedenen Höhen resp. Schichten verschieden gerichtet ist; das hervortreten eines in bestimmter Richtung vorwiegenden Streifenverlaufs in der Struktur ist in befriedigender Weise so zu verstehen, dass längs ihm die einzelnen Strukturelemente regelmäßiger in gerader Flucht hintereinander gereiht sind, während die Querverbindungen, die das zweite Streifensystem bedingen, sich nicht immer auf größere Strecken in einer Flucht anordnen, sondern häufig mehr oder weniger gegen einander verschoben sind, was natürlich dieses System weniger deutlich hervortreten lässt. — Weiterhin wurden von Baumwoll- und Leinenfasern feine Querschnitte ($3-4\ \mu$) gemacht und in Kupferoxydammoniak gequellt. Auch die so erhaltenen Querschnittsbilder lieferten Beleg für die wabige Struktur: Bei mäßiger Quellung tritt die feine konzentrische Schichtung in der Wand des Querschnitts höchst deutlich hervor und, wie zu erwarten, zeigen sich an günstigen Stellen auch die Querverbindungen der Schichten klar. Das Gesamtbild eines solchen Querschnitts ist daher, abgesehen von dem zentralen Zelllumen, ganz ähnlich dem eines gequollenen Stärkekornes oder auch dem eines gut geschichteten Sphärokrystals. Lässt man nun die

Quellung stärker werden — die Querschnitte wie die ganzen Fasern besitzen eine bedeutende Quellungsfähigkeit — so tritt ein neuer Befund in Erscheinung: die dunklen Schichten und die Radiärbälkchen weisen eine feine weitere wabige Struktur auf. Es geht hieraus hervor, dass das bei mäßiger Quellung auftretende scheinbar einfache Gerüstwerk selbst wieder eine noch unsichtbare Struktur besitzt, die erst bei starker Quellung sichtbar wird. Mit diesem Verhalten der Querschnitte stimmt auch das der ganzen Fasern überein: bei starker Quellung kann man auch an ihnen das Auftreten der feinen intralamellären Struktur, wenn man es so nennen will Struktur zweiten Grades, beobachten.

Die Untersuchungen Bütschli's und die aus ihnen hervorgegangene Auffassung von organisierten und organischen Körpern, von Protoplasma und Plasmaprodukten, wurde von Wiesner vom Standpunkte seiner Plasomtheorie der Natur der Sachlage nach absprechend beurteilt. Die Kenntnis der Plasomtheorie kann hier vorausgesetzt werden; ihr Grundzug besteht bekanntlich in der Lehre, dass das Protoplasma der Zelle sich aus winzigen körnerartigen Elementarteilen noch niedriger Ordnung zusammensetzt und dass diese Elementarteile, die eben Plasomen genannt werden, die eigentlichen Elementarorganismen erster Ordnung seien. Wiesner ist zu seiner Plasomtheorie hauptsächlich auf dem Wege theoretischer Erwägungen gelangt, die einzige wesentliche empirische Unterlage sucht er ihr dadurch zu schaffen, dass er sich auf das Verhalten der pflanzlichen Cellulosehäute bei dem oben schon erwähnten sog. Zerstäubungsverfahren beruft. Sie zerfallen hierbei schließlich in kleinste Partikelchen; dies, meint Wiesner, ist durch ihre elementare Struktur bedingt in der Weise, dass diese Partikelchen die elementaren Bausteine der Cellulosehaut repräsentieren. Als solche belegt er sie mit dem Namen der Dermatosomen und lässt sie den cellulosehautbildenden Plasomen entsprechen, die seiner Zeit zur Bildung der betreffenden Cellulosehaut zusammentraten. — Bütschli zeigt nun, dass der körnige Zerfall der Membranen die Folge ihrer feinwabigen Struktur ist: Die Eckstellen und Kanten eines Blasenresp. Wabenwerkes sind am stärksten, da sie bekanntlich den Gesetzen der Kapillarität zufolge bei der Verteilung des Materiales vor den Wandflächen bevorzugt werden. Im Hinblick hierauf versteht es sich leicht, dass bei dem auf das feine Bauwerk der wabigen Cellulosehaut sich geltend machenden zerstörenden Einfluss des Zerstäubungsverfahrens die Brüche vorzugsweise in die Wände fallen und die Bruchstücke in Folge dessen Ecken- und Kantenstücken entsprechen: Die körnigen Fragmente einer zerstäubten Cellulosehaut entsprechen Ecken- und Kantenstücken eines ehemaligen Wabenbaues, nicht, wie Wiesner meint, schon vorher als solche vorhanden gewesenen Bausteinen. Lehrreich für diesen Gegenstand ist nun noch Folgendes. Schon Pfeffer

trieren von *Collodium*-Häuten erzeugte Cellulosehäute bei Anwendung des Wiesner'schen Zerstäubungsverfahrens (sogen. Karbonisierung) gleichfalls in solch feine Körnchen oder „Dermatosomen“ zerfallen. Das, was Wiesner als Beleg für die Annahme eines bestimmten, spezifisch vitalen elementaren Verhältnisses verwendet, zeigt sich also auch an einem entsprechenden anorganischen Kunstprodukt! Bütschli erklärt beides in gleicher Weise ungezwungen dadurch, dass er zeigt, dass das gleiche Verhalten von künstlicher und natürlicher Cellulosehaut darauf beruht, dass erstere dieselbe, also auch wabige, Struktur besitzt, wie letztere.

5) Versuche über die Abscheidung der Cellulose aus der Lösung in Kupferoxydammoniak. — An einem der erwähnten Präparate der Querschnitte von in Kupferoxydammoniak gequollenen Baumwollfasern hatte sich nach einigen Tagen (das Präparat war mit Paraffin verschlossen) auf einigen Schnitten eine Auflagerung von Cellulose gebildet, die sich aus der umgebenden Lösung niedergeschlagen hatte. Das Wichtige bei der Sache war nun das, dass die aufgelagerte Celluloseschicht den Bau des unterliegenden Schnittes wiederholte oder in derselben Weise fortführte: sie zeigte dieselbe wabig-konzentrisch-geschichtete Struktur und jeder dunklen konzentrischen Schicht des Schnittes entsprach eine solche der Auflagerung. Dieses interessante Ergebnis zeigt, dass der Schnitt durch Anlagerung abgeschiedener Cellulose gewachsen ist und dass diese postmortal neuzugetretene Cellulose dieselben Strukturverhältnisse angenommen hat, die die schon vorhandene vom Organismus herrührende Cellulosebildung besaß, ein Befund, der mit genügender Deutlichkeit darauf hinweist, dass auch die Cellulosemembran, wie sie der Organismus hervorbringt, ihre Entstehung nicht besonderen eigentümlichen und dem Organismus ausschließlich zukommenden Bedingungen verdankt, sondern in ähnlicher Weise aus einer Celluloselösung durch Abscheidung gebildet werden kann. Dem Referenten fallen zwei schon bekannte verwandte Fälle ein, denen sich der eben berichtete von Bütschli eruierte anreihet; die in analoger Weise zeigen, dass im Organismus Bildungen vorkommen können, die, mehr oder weniger unabhängig von der vitalen Thätigkeit des Organismus, durch anorganische Prozesse gebildet werden. Einmal zeigen die Skeletteile fossiler Echinodermen, dass die Zwischenräume des Kalkgewebes während des Fossilisationsprozesses durch kohlensauen Kalk ausgefüllt werden, der sich an die Skelettbalken parallel und in derselben Weise anlagert, wie dies bei der während des Lebens gebildeten Masse der Fall war. Zweitens ist dieser während der Versteinerung stattgehabte Prozess auch experimentell nachgeahmt worden und zwar an Kalkschwammnadeln von Sollas, der die Beobachtung machte, dass sich an Nadeln von Kalkschwämmen, die er in Wasser, das kohlen-

sauren Kalk gelöst enthielt, legte, eine Kruste von Kalk bildete, deren Teilchen dieselbe optische Orientierung wie die der Nadel beibehielten.

6) Sphärokrystalle aus Celluloselösung. — Weiterhin erhielt Bütschli durch seine Experimente aus der Lösung von Cellulose in Kupferoxyd-ammoniak Sphärokrystalle aus Cellulose. Diese Cellulosesphäriten hatten im allgemeinen Aehnlichkeit mit denen des kohlensauren Kalks; wie diese sind sie zum Teil deutlich und gleichmäßig geschichtet, doch war die Zahl der Schichten nie sehr erheblich. Dabei sind die hellen Schichten vielfach von Radiärbälkchen durchsetzt, so dass die wabige Struktur schön hervortritt. Die zentrale Region größerer Sphärite ist nicht selten unregelmäßig wabig. Außerdem fanden sich auch Individuen von strahligem Charakter und auch welche, die ganz homogen schienen. Die genauere Untersuchung der wabig-geschichteten Cellulosesphäriten bestätigte zwar im allgemeinen den wabigen Bau der Schichten, doch führten die beobachteten Einzelheiten andrerseits auch zur Befestigung der Ansicht über das wahrscheinlich globulitische Wachstum der Sphärite: Neben vielen Individuen, die eine glatte oder doch wenig unebene Oberfläche besitzen, finden sich auch stellenweise zahlreiche, deren Oberfläche radiärstachelig erscheint. Die Stacheln oder Bälkchen scheinen frei nach außen zu endigen und machen ganz den Eindruck der Radiärbälkchen, die die Wabenräume in den konzentrischen Schichten der Sphärite scheiden, was darauf hinweist, dass bei der Ablagerung einer neuen Schicht zuerst diese Bälkchen als radiäre stachelartige Gebilde hervorstachen und erst später ihre freien Enden durch Querverbindungen zu einer konzentrischen Lage abgeschlossen werden. Aehnliche Zustände hatte Bütschli früher, wenn auch selten, schon bei Calcosphäriten beobachtet. Die Oberflächenbetrachtung weiterhin der betreffenden Cellulosesphärite korrigierte resp. ergänzte das durch die Betrachtung im optischen Querschnitt erhaltene Bild dahin, dass sie dafür zu sprechen schien, dass es sich nicht um isolierte Bälkchen oder Stacheln handelt, sondern dass die einander benachbarten radiären Teile auch seitlich zusammenhängen, wodurch ein solches Wachstum zu kämmerchenartigen kleinen Hohlräumen in den konzentrischen Schichten führte. Auf Behandlung mit entsprechenden Chemikalien (Jod, Schwefelsäure) ließen die Sphärite die Cellulosereaktion nicht rein und scharf, sondern nur teilweise ausgesprochen erkennen. Die Frage, ob sie aus ganz echter Cellulose bestehen, muss daher noch offen bleiben; jedenfalls kann aber nur eine Modifikation der Cellulose in Frage kommen.

7) Ueber die feinere Struktur des Chitinpanzers von *Astacus fluviatilis*. — Schon früher, in seinem Hauptwerk über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, hatte Bütschli darüber berichtet, dass die Cuticula von *Branchiobdella* und *Phascolosoma* auf dem Querschnitt wabig geschichtet erscheint. Die inzwischen gewonnenen, in vorliegen-

Cellulosegebilde und die nahen Beziehungen zwischen Cellulose und Chitin machten es erwünscht, auch eine typische Chitinhaut zu untersuchen. Zu diesem Zwecke hat Bütschli einige Studien über die Chitindecke des Flusskrebse begonnen. Der Chitinpanzer von in Alkohol konservierten Krebsen wurde durch Kochen in verdünnter Salzsäure und Kalilauge, sowie durch nachfolgende Extraktion mit Alkohol und Aether von Kalksalzen, Fetten und Pigment befreit. In dieser Form gelangte er zur Untersuchung. Auf feinen Querschnitten durch die Chitinhaut der Beine und der Schwanzflosse kann man 4 Lagen unterscheiden, die sich wohl in ähnlicher Weise über den Gesamtkörper ausbreiten dürften. Die äußerste Lage ist eine sehr dünne Membran, die mit der sie unterlagernden Hauptmasse des Panzers ziemlich lose verbunden ist. Durch ihr Verhalten Farbstoffen und anderen Reagentien (Jod, Schwefelsäure) gegenüber zeigte sie sich als chemisch verschieden von der Hauptmasse des Panzers. Auf diese dünne äußerste Lage folgt eine dickere, die bald mehr senkrecht feinstreifig, bald mehr horizontal streifig ist. Die Hauptmasse des Panzers wird von der dritten Lage gebildet, die aus ziemlich groben Horizontalschichten besteht, die durch bogig verlaufende aufsteigende Balken in Verbindung stehen. Diese Lage geht schließlich über in die tiefste vierte, die sich aus feinen horizontalen Schichten zusammensetzt. Die 2.—4. Lage gehen direkt in einander über und verhalten sich chemisch gleich. — Die dünne Außenmembran lässt bei Flächenbetrachtung dicht gestellte polygonale Felder erkennen, die durch lichtere, mäßig breite Zwischenräume getrennt sind. Das Bild entspricht dem eines Epithels und es wird wohl auch diese Ausbildung von den abscheidenden Epithelzellen ursprünglich veranlasst worden sein. Die Zellbezirke nun besitzen schöne, feinwabige Struktur, meist eine, selten 2 bis 3 Wabenlagen stark. Der Zwischenraum zwischen den Feldern wird von einem sehr dünnen strukturlosen Häutchen eingenommen. Die 2. und 4. Schicht zeigen beide sehr schön durchaus wabigen Bau, das Bild der horizontalen oder senkrechten Schichtung erweist sich durch entsprechende Anordnung der Waben bedingt. Ueber den etwas komplizierten Bau der dritten Schicht hat die bisherige Untersuchung noch nicht zu voller Klarheit geführt; doch tritt faserig-wabige Struktur stellenweise deutlich hervor und es ist zu vermuten, dass diese Schicht durch eigentümliche Modifikation eines Wabenwerkes entstanden ist. — Dieser bisherige orientierende Einblick in den Bau des Krebspanzers lässt so viel mit genügender Sicherheit erkennen, dass für die Struktur der Chitinmasse der wabige Bau maßgebend ist, ein Resultat, dass andererseits auch für die Beurteilung der Strukturen der Cellulosegebilde nicht bedeutungslos sein dürfte.

10) Allgemeine Bemerkungen. — Die vorstehenden Ergebnisse sind

das Resultat der Fortsetzung der Exkursion in das Gebiet der feinen organischen Strukturen. Von der Untersuchung des Plasma selbst ausgegangen hat den Forscher sein Weg nunmehr dem Studium der Strukturverhältnisse gewisser Erzeugnisse des Plasmas zugeführt. Die Auffassung wurde durch einen neuen Gesichtspunkt bereichert durch die Erkenntnis, dass, gerade bei den an sich toten Erzeugnissen des Organismus, außer dem echt wabigen Bau auch ein globulitisch-krystallinischer scheinwabiger Bau eine Rolle spielt. Wie die Verhältnisse im speziellen, hier oder dort liegen, dies festzustellen bedarf es der Untersuchung der Spezialfälle, der verschiedenartigen hierzu einladenden Objekte des weiten Gebietes; deshalb ist auch Bütschli seinen Studien in den verschiedenen Gebietsrichtungen nachgegangen. Naturgemäß kann von einer Erschöpfung des Gegenstandes keine Rede sein, im Gegenteil will Bütschli die berichteten Ergebnisse nur als Resultat einiger Orientierungszüge, einiger Stichproben aufgefasst wissen. In diesem Bewusstsein gibt Bütschli diese seine Veröffentlichung und gleichzeitig in der Absicht, zum Interesse an der Sache weiterhin anzuregen und womöglich zu thätiger Mitwirkung, denn der Gegenstand ist zu groß, um von Einem bewältigt werden zu können. —

Zum Schlusse gibt Bütschli noch eine sich aus seinen letzterberichteten Resultaten ergebende Konsequenz: Faserig-netzige Strukturen von Cellulose- und Chitinmembranen wurden schon früher nicht selten bemerkt und häufig als Beweis dafür verwertet, dass diese Gebilde durch direkte chemische Umwandlung der entsprechenden Strukturen des sie erzeugenden Plasmas entstünden. Auf Grund der heute vorliegenden Erfahrungen ist diese Ansicht weder für plausibel noch für begründet zu halten. Vielmehr lässt sich die Entstehung der fraglichen Strukturen besser und ungezwungener begreifen unter der Voraussetzung, dass das Plasma nur eine Lösung des membranbildenden Stoffes hervorbringt, die dann an der Oberfläche des Plasmas (resp. gelegentlich auch in dessen Inneren), in Berührung mit dem umgebenden Medium, gerinnt oder ausgefällt wird, eventuell auch einfach wegen Uebersättigung zur Ausscheidung des Gelösten kommt. Abgesehen davon, dass die Annahme einer direkten Umwandlung von Plasma in Cellulose oder Chitin chemisch bedenklich erscheint, so lässt sich auch, wie gesagt, auf die Strukturverhältnisse eine solche Annahme nicht länger gründen.

Die vorliegenden neuen Untersuchungen Bütschli's bezeichnen einen weiteren Fortschritt in der Richtung biologischer Forschung, in der Beobachtung, methodisches Denken und Experiment Befunde am Organismus auf die allgemeine Naturgesetzlichkeit¹⁾ zurückzuführen

1) Ich brauche „allgemeine Naturgesetzlichkeit“ im Gegensatz zu einer eventuell speziell „biologischen Naturgesetzlichkeit“, da mir diese Fassung

strebt. Gelungene Unternehmungen, in dieser Weise von dem ungeheuren, uns in den Phänomenen des Lebens entgegentretenden Problem, hier oder da ein Stück abzubrockeln, haben die Akten der Biologie schon eine, wenn auch verhältnismäßig geringe, Anzahl aufzuweisen. Bütschli's grundlegendes Werk „über mikroskopische Schäume und das Protoplasma“ ist ein besonders schönes Arbeitsergebnis dieser Richtung, die vorliegenden „fortgesetzten Untersuchungen“ schließen sich ihm würdig an als ein in mancher Hinsicht gelungener Versuch, ein weiteres Stück vorzudringen. In der Art der Behandlung tritt wohlthuend besonders hervor Gründlichkeit der empirischen Forschung und Objektivität der Darstellung. Letztere ist auch Motiv gewesen bei der Wahl der Herstellungsart der Abbildungen, die auf 3 Tafeln der Abhandlung beigegeben sind: es sind Lichtdruckreproduktionen von Mikrophotographien der Originalpräparate. Es ist so die Objektivität der Bilder gewährleistet, was natürlich gerade da wichtig ist, wo sich die Untersuchung, wie hier so häufig, an der Grenze des optisch Analysierbaren bewegt.

Das Arbeiten auf dem Gebiete, auf dem sich die Untersuchungen Bütschli's bewegen, ist schwierig, besonders auch aus dem Grunde, da auf ihm Biologie, Physik und Chemie in mannigfaltiger Weise in einander überlaufen und dabei sind gerade die physikalisch-chemischen Dinge, die hier vorzugsweise in betracht kommen, weit entfernt davon, gleichmäßig gründlich durchgearbeitet zu sein: Der hier thätige Biologe hat sich nicht nur mit dem in betracht kommenden Kenntnismaterial der Chemie-Physik vertraut zu machen, sondern er hat es teilweise dem jeweiligen Bedürfnisse entsprechend selbst erst zu gewinnen. Während hier die exakte Wissenschaft in sachlicher Hinsicht manches zu wünschen übrig lässt, liegt auch ein Wunsch an sie in technisch-methodologischer Hinsicht vor, der einem Bedürfnisse jeder mikroskopischen Forschung entspringt, besonders aber da dringend ist, wo die optische Leistungsfähigkeit stark ausgenutzt wird. Es ist im Allgemeinen bekannt, dass das mikroskopische Bild nicht in allen Stücken dem Objekt entspricht, auch verschiedene spezielle Regeln, das mikroskopische Bild in die objektive Sachlage umzukorrigieren, umzudeuten, pflegen bekannt zu sein, und Bütschli selbst geht an vielen Stellen seiner Publikationen in dieser Richtung kritisch vor; dies beseitigt aber das Bedürfnis nach einer von kompetenter, physikalischer Seite unternommenen zusammenfassenden erschöpfenden Behandlung des Gegenstandes nicht, sondern lässt es hervortreten.

Wie alle Forschungsergebnisse, die durch die Publikation das Licht der Welt erblicken, die Kritik des freien offenen wissenschaftlichen Getriebes durchzumachen haben und zu bestehen haben, so weit sie korrekter erscheint wie die Gegenüberstellung des gebräuchlichen „anorganisch“ dem „organisch“.

bestand haben sollen, so müssen natürlich auch die von Bütschli gebotenen Resultate durch diese wissenschaftliche Gärung hindurchgehen und dann erst wird man sehen, in welchem Umfange und in welcher Form sie vom Organismus der Wissenschaft assimiliert sind und inwiefern nicht. Uns persönlich erscheinen die Forschungen Bütschli's sachlich wichtig über den Durchschnitt der biologischen Produktion hinaus und methodisch gut fundiert, doch ist dies doch immerhin nur unsere Meinung; inbezug auf ein sicheres Urteil können auch wir natürlich nur sagen: warten wir ab, wie die Forschungsergebnisse Bütschli's aus dem Prozess der wissenschaftlichen Gärung schließlich hervorgehen, in welchem Umfange und in welcher Form sie sich dem Baue der Wissenschaft einfügen. — Es scheint uns jedoch, dass Faktoren, die nicht in der Richtung sachlicher Erwägung liegen, einer unbefangenen Schätzung der Forschungen Bütschli's verschiedentlich entgegenstünden. Dem Inhalte nach bewegen sich die Forschungen Bütschli's auf dem Gebiete organischer Elementarstruktur, der Tendenz nach in der Richtung chemisch-physikalischer, mechanischer Erklärung; es scheinen uns diesen beiden Seiten entsprechend zwei Voreingenommenheiten vertreten zu sein. Auf dem Gebiet der organischen Elementarstruktur ist schon verhältnismäßig lange und mit Eifer gearbeitet worden und als Bütschli mit seiner Wabenlehre auftrat, waren schon eine ganze Anzahl verschiedener Auffassungen und Doktrinen auf dem Platze: es trat dieser daher dieselbe Voreingenommenheit entgegen, wie jeder neuen Lehre, die sich zu eingewöhnten, liebgewordenen Lehren in Gegensatz stellt. Der Richtung der Forschung Bütschli's zweitens trat der weit verbreitete unbewusste Vitalismus¹⁾ entgegen, der sich durch alle Unternehmen sogenannter mechanischer Erklärung unsympathisch berührt fühlt. Es unterhält uns hier in der Art der Stellungnahme der Biologie zur exakten Naturforschung ein Verhalten ähnlich dem Operieren des sich erhebenden freien Denkens zur Zeit der Renaissance der Scholastik gegenüber mit der „zweifachen Wahrheit“, nur dass unsere Sympathie sich in den beiden Fällen auf verschiedener Seite befindet: vor der in allgemeiner Achtung stehenden, im großen und ganzen herrschenden exakten Naturwissenschaft macht man im allgemeinen sein Kompliment, sucht sich sogar mit deren gut klingenden Prädikaten „kritisch“, „exakt“, „mechanisch“ zu schmücken, in Wahrheit geht man aber doch andersartige Wege. Sobald einmal hier oder da mit dem Versuche einer mechanischen Erklärung Ernst gemacht wird, will man nichts davon wissen und sucht sich und andere durch immer wieder

1) Dieser unbewusste vitalistische Dogmatismus ist selbstverständlich nicht zu verwechseln mit dem bewussten kritischen Vitalismus. Ich werde hierauf in einer demnächstigen Veröffentlichung: „Kritische Untersuchungen über die Wurzeln der biologischen Wissenschaft“ unter anderem eingehen.

kehrende Schlagwörter relativ geringe Bedeutung im Speziellen, Ausichtslosigkeit und Verfrühtheit im Allgemeinen, Verleitung durch äußerliche Aehnlichkeiten dieser Unternehmen einzureden und darüber hinwegzureden, ja, einen berühmten Biologen hörte ich einmal bei solcher Gelegenheit affektiv in die Worte „ja die verfluchte Mathematik“ ausbrechen. —

Die Thätigkeit der mechanischen Forschungsrichtung¹⁾ liegt in dem Bestreben, von den uns als sogenanntes „Leben“ entgegentretenden Phänomenkomplexen das eine oder andere Phänomen als in das Bereich der bekannten allgemeinen Naturgesetzmäßigkeiten fallend nachzuweisen und hierdurch von dem in den genannten Phänomenkomplexen vorliegenden Problem das Eine oder das Andere in Abzug zu bringen, zu eliminieren. So habe ich selbst vor einiger Zeit den Versuch unternommen, die mannigfaltigen aber doch relativ leicht als bestimmt gesetzlich erkennbaren Formverhältnisse der Gerüst²⁾-Bildungen der Rhizopoden als zu einem großen Teile chemisch-physikalisch bedingt nachzuweisen³⁾. Es wäre hierdurch von dem uns in den Rhizopoden entgegentretenden Problem etwas, ein großer Teil der Formbildung der Gerüste eben, in Abzug gebracht und hiermit zugleich die Rhizopoden zu einem großen Teil eines Wunderbaren, Rätselhaften entkleidet: seit Dujardin und Max Schultze hat die Auffassung der Rhizopoden als einfachster Sarkodeorganismen allgemeine Geltung gewonnen, nur war die denkende Betrachtung der Gerüstbildungen dazu angethan, einen an dieser Auffassung wieder irre zu machen; die Organismen, die die einfachsten sein sollen produzieren in ihren Schalen und Skeletten eine Formenhöhe und Formenmannigfaltigkeit, wie es in dieser Weise nirgends im Organismenreich wieder zu finden ist; natürlicher Weise muss sich hier der Gesichtspunkt aufdrängen, dass, um diesen Formenreichtum und diese Differenzierung erzeugen zu können, den Sarkodekörpern der Rhizopoden doch wohl mehr verborgene Qualitäten, eine höhere Kompliziertheit der Konstitution zukommen muss, als man sonst anzunehmen geneigt ist. Durch unsere Inangriffnahme des Gerüstbildungsproblems wurde ein Weg gewiesen, die Anforderung an die hypothetische Auffassung der Konstitution des Sarkodekörpers der Rhizopoden in dieser Hinsicht zu entlasten.

Die Forschungen Bütschli's bewegen sich in der Richtung, elementare Strukturverhältnisse der organischen Körper chemisch

1) In jeder Hinsicht korrekt ist diese Bezeichnungsweise nicht, ich habe aber bis jetzt noch keine passendere finden können. Auf feinere Unterscheidungen in dieser Beziehung werde ich in meinem in der vorhergehenden Anmerkung angekündigten Buche eingehen.

2) „Gerüst“ als Bezeichnung eines „Skelett“ und „Schale“ umfassenden Begriffs.

3) Ziele und Wege biologischer Forschung beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Jena 1892.

physikalisch begreiflich zu machen. Die Erscheinungen, bei denen dies gelingt, werden hierdurch auch hier vom Problem des Organismus in Abzug gebracht und auf das Conto der allgemeinen, chemisch-physikalischen Naturgesetzmäßigkeiten übergeschrieben —; wird aber zugleich hiermit auch in diesen Fällen —, wir denken an die Protoplasmastruktur, — der vorliegende problematische Organismus eines Teiles seines Wunderbaren, Rätselhaften entkleidet? Fassen wir nur speziell den Befund, bei dem die Erklärung gelang ins Auge, so können wir gewiss mit einem Ja antworten; er war ja Eins von dem Vielen rätselhaften am Organismus und er wäre ja vom Problematischen eliminiert. Bei dem vorhergehenden Beispiel des Gerüstbildungsproblems der Rhizopoden hatten wir ja aber nicht die angenommene Lösung des vorgelegenen Spezialproblems der Gerüstbildung isoliert nur als solches ins Auge gefasst, sondern der Gedanke der Lösung eines Rätselhaften war uns entgegengetreten, als wir die angenommene Lösung des Spezialproblems in das Problem des Gesamtorganismus einsetzten: durch die Eliminierung eines Teiles des Gestaltungsproblems waren die Anforderungen an die Erklärung aus der Konstitution des Protoplasma erleichtert worden. In dieser Hinsicht liegen nun aber die Verhältnisse bei den Forschungen Bütschli's, soweit sie sich auf Protoplasmastruktur beziehen, gerade umgekehrt. Man ist gewohnt, die Protoplasmastrukturen als Spuren zu betrachten, die sich uns mit Hilfe unserer zur Zeit nicht weiter reichenden Hilfsmittel als Aeußerstes vom Bane, von der Konstitution des lebenden Protoplasma zu erkennen geben und an sie sind wir gewohnt Hoffnungen zu knüpfen, mit der Zeit auch noch weiter in das Geheimnis dieses Baues einzudringen. Wenn die Resultate Bütschli's weiterhin erhärten und sich vervollständigen, so wird uns die Ueberraschung zu teil, Etwas, das wir als erste Kunde des feinen vitalen Baues vermuteten, sich als Ergebnis elementarer, chemisch-physikalischer Faktoren entpuppen zu sehen. Während in dem erstangeführten Beispiele mechanisch-ätiologischer Forschung etwas vermeintlich aus der Konstitution des lebenden Protoplasma zu Erklärendes eliminiert wurde, wird hier etwas eliminiert, von dem wir gerade hofften, auf den Weg in das Geheimnis dieser Konstitution geleitet zu werden. Ein Hoffnungsanker wäre in die Brüche gegangen —, doch aber eben darum, weil er aus irrtümlicher Vermutung geschmiedet war: das Resultat wäre also ein thatsächlicher Erkenntniszuwachs im Spezielleren und eine Korrektion des vermutungsweise Gesamtbildes im Allgemeinen.

Einige Bemerkungen inbetreff der Entwicklungstheorie von Oscar Hertwig.

Von Józef Nusbaum,
o. ö. Professor in Lemberg.

In den außerordentlich interessanten, theoretischen Forschungen, die das große biologische Problem anbelangen, auf welche Weise eine anscheinend einfache Anlage den unendlich komplizierten Organismus hervorbringt, liegt ein neuerer Beweis, in welchem hohem Grade wissenschaftliche Spekulationen zur Erweiterung und Vertiefung unserer exakten, auf Thatsachen basierenden Kenntnisse beitragen. Denn wie einerseits neue Spekulationen das Resultat neuerer faktischen Errungenschaften sind, so bedingen dieselben andererseits das Enthüllen neuerer, noch nicht behauter Gebiete der empirischen Forschung. Die sich in den letzten Jahren so schön aufbauende Entwicklungsmechanik der Organismen ist ja zum größten Teile ein Resultat der theoretischen Spekulationen im Gebiete der Entwicklungslehre.

Wie es schon Oscar Hertwig in seiner Schrift über die neueren und älteren Entwicklungstheorien in so klarer Weise gezeigt hat, spielt sich jetzt in der Biologie ein wissenschaftlicher Streit ab, der dem berühmten Streite zwischen den älteren Evolutionisten und Epigenetikern zur Seite zu stellen ist.

In einer gedankenreichen Schrift: „Zeit- und Streitfragen der Biologie (Heft I, 1894)“ tritt Hertwig, der hervorragende Verteidiger des Neopigenetismus, als entschiedener Gegner A. Weismann's, des Schöpfers des Neoevolutionismus auf.

Schon bei vielen anderen Fällen habe ich Gelegenheit gehabt, inbetreff der modernen Entwicklungstheorien meine Anschauungen auszusprechen und namentlich in Aufsätzen und Schriften, die in den polnischen wissenschaftlichen Zeitschriften: „Kosmos“, „Ateneum“ und anderen veröffentlicht wurden.

An dieser Stelle will ich nur einige Gedanken aussprechen inbetreff der neuen Hertwig'schen Entwicklungstheorie, die er in der zuletzt erwähnten Schrift auseinander setzte.

Zuerst muss ich aber den Ideengang Hertwig's in der kürzesten Art und Weise dem Leser darstellen, und werde mich dabei bemühen zum größten Teile mich mit den eigenen Worten des Verfassers auszudrücken:

„Weil aus einem bestimmten Ei, wenn der Entwicklungsprozess kein Hindernis erfährt, immer eine bestimmte Tierform mit Notwendigkeit hervorgeht, wird vielfach bald mehr, bald minder unbewusst fast eine vollständige Identität von Anlage und Angelegtem, von Grund und Folge angenommen. Man stellt es fast so dar, als ob der sich entwickelnde Organismus ein in sich abgeschlossenes Kräftesystem,

231
eine Art von organischem Perpetuum mobile sei. Man übersieht, dass beim Ablauf des Entwicklungsprozesses sich auch noch zahlreiche Bedingungen erfüllen müssen, ohne welche niemals das Anlageprodukt hervorgehen kann“.

„Wenn aus dem Ei mit Notwendigkeit dieselbe Endform immer entsteht, so hängt dies doch nur lediglich davon ab, dass beim gewöhnlichen Verlauf der Dinge die Eizellen sich stets unter denselben Bedingungen der Stoffaufnahme und -Abgabe befinden und in derselben Weise der Einwirkung der Schwerkraft, des Lichtes und der Wärme etc. unterworfen sind“.

„Jeder organische Entwicklungsprozess beruht in erster Linie auf Stoffaufnahme und Stoffmetamorphose; unorganischer Stoff wird fortwährend organisch gemacht und dient zum Wachstum und zur Entwicklung der Anlage. Daher ist, was auf einem vorausgehenden Stadium als unorganischer Stoff oder als eine der äußeren Entwicklungsbedingungen der Anlage geboten wird, in dieselbe auf einem nächstfolgenden Stadium als Bestandteil mit eingegangen“.

Man muss also immer unterscheiden zwischen dem, was von Anfang an im Ei als Grund enthalten, und zwischen dem, was während des Entwicklungsprozesses auf jeder Stufe von den äußeren Bedingungen in die Anlage mit eingegangen ist. „Wenn zwischen Anlage und Anlageprodukt keine absolute Identität besteht, was nicht der Fall sein kann, dann ist es falsch, die sichtbare Mannigfaltigkeit des Anfangsstadium einfach zurück zu verwandeln, wie es die alten Evolutionisten gethan haben und die neuen Evolutionisten wieder versuchen“.

„Zu diesem einen Fehler kommt aber in der Determinantenlehre noch ein zweiter hinzu. Derselbe hängt mit dem ersten auf das Innigste zusammen und besteht, kurz gesagt, darin, dass in eine Zelle — und das sind ja doch Ei und Samenfaden ihrer Natur nach — nicht nur Eigenschaften hineinverlegt werden, welche der Zelle als solcher eigentümlich sind, sondern auch Eigenschaften, welche erst das Resultat des Zusammenwirkens vieler Zellen sind“.

„Ich kann mir die Zelle nur mit stofflichen Trägern solcher Eigenschaften ausgestattet denken, welche von der Zelle für sich schon verwirklicht werden können. Eine Geschlechtszelle kann demnach wohl Stoffteilchen als Anlagen für Bildung von Hornsubstanz, von Chondrin, Osscin etc., von Pigment, Chlorophyll, von Nervenfibrillen, Muskelfibrillen, dagegen nicht für Bildung eines Haares oder eines bestimmten Spinalknotens oder des Musculus biceps humeri enthalten. Anlagen für Haare, Spinalknoten, Muskeln etc. können nur Zellgruppen sein. Denn nur Zellgruppen, aber nicht besonders gruppierte Stoffteilchen einer Zelle können an Haaren, Spinalknoten, Muskeln etc. auswachsen“.

„Schon in einem kurzen Vortrag aus dem Jahre 1892 habe ich mich in ähnlichem Sinne geäußert, indem ich sagte: „Der Fehler, in

welchen schon so viele Forscher bei ihren Spekulationen über das Wesen der Entwicklung verfallen sind, besteht darin, dass sie Merkmale des ausgebildeten Organismus in die ungeteilte Eizelle einfach hineintragen und so die Dotterkugel mit einem System kleinster Teilchen bevölkern, die gröberen Teile des Organismus qualitativ und auch in räumlicher Anordnung entsprechen sollen. Bei diesem Verfahren wird übersehen, dass das Ei ein Organismus ist, der sich durch Teilung in zahlreiche, ihm gleichartige Organismen vermehrt, und dass erst durch die Wechselwirkungen aller dieser zahlreichen Elementorganismen auf jeder Stufe der Entwicklung sich der Gesamtorganismus allmählich fortschreitend gestaltet“.

Hertwig charakterisiert folgendermaßen den Unterschied zwischen der Weismann'schen Theorie und der seinigen:

„Weismann verlegt die Ursache für die gesetzmäßige Entfaltung der Anlagen in die Anlagesubstanz selbst hinein; diese ist ihm zugleich Grund und Bedingung für den Verlauf des Entwicklungsprozesses. Nach Weismann muss eine Zelle das werden, was sie ist, weil sie nur mit dieser bestimmten Anlage durch den im Voraus schon im Keimplasma gegebenen Entwicklungsplan ausgestattet worden ist.

Wir dagegen machen die Entfaltung der Anlagen abhängig von Bedingungen oder Ursachen, die außerhalb der Anlagesubstanz der Eizelle liegen, aber trotzdem in gesetzmäßiger Folge durch den Entwicklungsprozess produziert werden. Wir erkennen solche erstens in den Wechselbeziehungen, in welche die Zellen eines Organismus, während sie durch Teilung an Zahl zunehmen, in einer sich stetig verändernden Weise zu einander treten, und zweitens in den Einwirkungen der dem Organismus umgebenden Außenwelt“.

Mit Hilfe einiger konkreter Beispiele bemüht sich Hertwig zu beweisen, dass die embryonalen Prozesse nur eine Folge der gegenseitigen Wirksamkeit aller Zellen des Keimes und dass die Anlagen im Keime nicht vorgebildet sind.

So sagt er z. B. in betreff der Bildung der Gastrula und der Keimblätter Folgendes:

„Um die Gastrulation, die Keimblätterbildung und viele andere Erscheinungen der Entwicklung zu erklären, hat die Determinantenlehre das Verhältnis von Ursache und Wirkung geradezu umgekehrt. Nicht deswegen, weil Zellen der Blasenwand eine besondere Determinantengruppe besitzen, welche ihnen den Stempel, Entodermzellen zu werden, aufdrückt, werden sie in die Furchungshöhle eingestülpt, sondern umgekehrt: dadurch, dass in Folge der Einstülpung, welche aus den Wachstumsverhältnissen der Blasenwand zu erklären ist, eine Zellenfläche in neue Lagebeziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wird, wird sie Entoderm, erhält sie den Anstoß, die ihrer besonderen Lage entsprechenden Eigenschaften zu entfalten. Es ist unlogisch,

von einem Entoderm zu sprechen, wie es in entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten häufig geschieht, so lange die Zellen noch der Keimblasenoberfläche angehören oder sogar erst noch im Furchungsprozess begriffen sind. Denn mit dem Worte „inneres Keimblatt“ bezeichnen wir ein Lageverhältnis, welches erst durch die Einstülpung geschaffen wird“.

Hertwig nimmt also an, dass jeder Entwicklungsprozess, wie die Gastrulation, die Differenzierung der Keimblätter u. s. w. erst als ein Resultat der Gegenwirkung aller Zellen des Keimes zu betrachten sei, und dass also in den frühesten Entwicklungsstadien noch keine Anlagen für spätere Embryonalprozesse existieren.

Dieses Prinzip scheint mir unbegründet zu sein. Meiner Meinung nach, und ich stimme damit vollständig mit Weismann überein, sind alle Embryonalprozesse in jedem einzelnen Falle ein notwendiges und unumstößliches Resultat der spezifischen und komplizierten Organisation des Keimplasmas, weshalb schon in den frühesten Entwicklungsstadien Anlagen für die definitiven erblichen Strukturverhältnisse des Organismus zum Vorschein kommen können.

Wenn wir annehmen würden, dass alle Entwicklungsprozesse nur ein Resultat der Zusammenwirkung der Zellen und der äußeren Bedingungen sind, so würden wir nicht im Stande sein, die Wiederholung der phyletischen Stadien in der Ontogenie zu verstehen. Ich sehe, wie so viele andere Naturforscher, in den Embryonalprozessen, z. B. in der Gastrulation, vor Allem eine phylogenetische Notwendigkeit, bedingt durch die besondere Struktur der Anlagesubstanz, eine Struktur, die eben durch die lange Reihe der phyletischen Entwicklung ihren komplizierten Bau erworben hat.

Hertwig, ein entschiedener Gegner dieses Prinzips, behauptet, dass z. B. ein Teil der Embryonalzellen sich nur dadurch differenziert, dass er eine andere Stellung im Verhältnis zu anderen einnimmt.

Diese Anschauung steht aber im Widerspruche zu vielen That- sachen, da es Fälle gibt, in welchen gewisse Gruppen von Embryonal- zellen, die gar nicht irgendwelche besondere Lage gegenüber den anderen einnehmen, trotzdem aber einer Differenzierung unterliegen, was nur dadurch zu erklären ist, dass im Keimplasma eine Differen- zierung der Anlagen stattfindet, so, wie es Weismann annimmt. So z. B. entsteht bei *Lineus lacteus* (einer Nemertine) nach den bekannten Beobachtungen von Metschnikoff eine ganz reguläre kugelförmige Blastula. Da es eine ganz reguläre Kugel ist, so befinden sich alle Zellen auf der Oberfläche dieses Keimes in ganz gleichen topo- graphischen Bedingungen gegen einander, und im Ver- hältnis zum Ganzen. Trotzdem aber differenzieren sich die Zellen und werden in der einen Hälfte der Kugel höher, als in der anderen.

Die höheren Zellen stellen das künftige Entoderm, die niedrigeren das künftige Ektoderm dar; die eine Hälfte der Kugel stülpt sich nun jetzt in die andere ein. Wir sehen also, dass in diesem Falle die Differenzierung des Blastoderms in die beiden Keimblätter schon vor der Einstülpung der Blasenwand stattgefunden hat. Wir finden auch, dass z. B. bei *Sipunculus nudus* (nach Hatschek) im Blastulastadium, also im Stadium, wo noch keine verschiedene Lagebeziehungen in den Keimzellen zu beobachten sind, eine Differenzierung der Zellen in die den drei Keimblättern entsprechenden Gruppen erfolgt. Aber auch in denjenigen Fällen, in welchen keine solche Differenzierung in der Blasenwand zum Vorschein kommt, müssen wir eine Differenzierung in den Anlagen zugeben, denn sonst würde ganz unverständlich sein, warum eben eine Einstülpung vorkommt. Wenn alle Zellen der Keimblase ganz gleich sein, und eo ipso ganz gleichmäßig sich fortpflanzen würden, so würde das Wachstum der Blasenwand ganz gleichmäßig vor sich gehen und eine lokale Einstülpung wäre dann unmöglich. Wenn aber eine Einstülpung wirklich eintritt, so ist das ein Beweis dafür, dass die Eigenschaften der Zellen der Blasenwand, trotzdem sie eine Hohlkugel begrenzen und somit in absolut denselben Lagebeziehungen sich befinden, von vorneherein ungleich sind. Somit scheint mir ganz falsch zu sein die Behauptung Hertwig's, dass „es unlogisch ist, von einem Entoderm zu sprechen, wie es in entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten häufig geschieht, solange die Zellen noch der Keimblasenoberfläche angehören oder sogar erst noch im Furchungsprozess begriffen sind“. Dass die Keimblätter oder, richtiger gesagt, die Anlagen der Keimblätter auch schon während der allerersten Stadien des Furchungsprozesses sich differenzieren können, obwohl nach meiner Meinung eine so frühe Differenziation der Anlagen überhaupt nur in selteneren Fällen zu Stande kommt, das beweisen solche Fälle, wie z. B. bei *Rhabditis nigroviridis* nach Al. Goette, wo das Ei selbst schon durch die erste Teilungsebene in zwei Furchungskugeln geteilt wird, welche eine etwas differente histologische Beschaffenheit besitzen und von welchen die eine nur den Ektodermzellen, die andere lediglich den Entomesodermzellen den Anfang gibt.

Man kann alle diese und ähnliche Embryonalprozesse nur dann etwas erklären, wenn man die Weismann'sche Hypothese der „erbungleichen Teilung“ annimmt, mit anderen Worten wenn man annimmt, dass die Anlagen der künftigen Eigenschaften bei den einzelnen Segmentationsakten sich im Keimplasma differenzieren, dass die verschiedenen Zellen oder Gruppen von Zellen des sich entwickelnden Embryos verschiedene Anlagenkomplexe erhalten. Hertwig dagegen behauptet, nur dadurch, dass eine Zellengruppe in neue Lagebeziehungen zu ihrer Umgebung gebracht wird, erhält sie den Anstoß die ihrer

besonderen Lage entsprechenden Eigenschaften zu entfalten; also z. B. das Ektoderm wird nicht dadurch in stand gesetzt, die Nervenzellen und das Entoderm die Leberzellen zu produzieren, dass das eine und das andere ganz differente Anlagenkomplexe erhalten, sondern lediglich dadurch, dass die beiden Blätter in verschiedenen Lagebeziehungen zu der Umgebung sich befinden! Wir haben aber gesehen, dass die allererste Differenzierung der Keimblätter auch bei den identischen Lagebeziehungen der Embryonalzellen zu stande kommen kann.

Wenn ich aber die Weismann'sche Hypothese von der Existenz der Anlagen im Keimplasma und von der erbungleichen Teilung als die einzige uns etwas wirklich erklärende halte, so bin ich doch in einer Hinsicht mit diesem scharfsinnigen Forscher nicht im Einklange.

Und namentlich, Weismann gibt zu, dass mit dem Beginn des Entwicklungsprozesses ein Teil des Keimplasmas im unveränderten Zustande durch die „Keimbahnen“ zu den Keimzellen übertragen wird, während der andere schon mit dem ersten Beginn der Segmentation einer erbungleichen Teilung unterliegt, so dass schon die ersten Furchungskugeln differente Determinantengruppen erhalten. Nach meiner Meinung kann eine solche Anschauung nicht verallgemeinert werden, man muss vielmehr annehmen, dass in dieser Beziehung ein Unterschied zwischen den Pflanzen und niederen Tieren einerseits und den höheren Tieren andererseits existiere. Und namentlich, bei den Pflanzen werden alle Anlagen der erblichen Eigenschaften bis in die entferntesten Generationen der Zellen hin übertragen und nur in verschiedenen Gruppen der somatischen Zellen treten die einen Anlagenkomplexe in die Thätigkeit, während die anderen latent bleiben. Im Keimplasma der Geschlechtszellen dagegen (im Idioplasma) verhalten sich alle Anlagenkomplexe ganz gleich, weshalb die somatischen Zellen des Organismus einer mehr oder weniger verschiedenen histologischen Differenzierung unterliegen, während die Geschlechtszellen mehr neutral bleiben und sich in keiner Richtung spezialisieren. Das ist die Ursache, dass obwohl bei den Pflanzen die Geschlechtszellen par excellence die Eigenschaften der reproduktiven Elemente besitzen, nichts destoweniger jedoch auch die somatischen Zellen, z. B. die der Blätter (z. B. bei *Begonia*), Stengel u. s. w. noch daneben die Fähigkeiten behalten, bei entsprechenden Bedingungen als reproduktive Organe zu funktionieren. Dasselbe bezieht sich auch auf die niederen Tiere, die, wie die Pflanzen, durch Knospen, Ausläufern u. s. w. neben der geschlechtlichen Fortpflanzung sich vermehren können.

Die Botaniker, besonders Naegeli und de Vries, nehmen also mit vollem Rechte an, dass alle Körperzellen einer Pflanze Anlagen für alle erbliche Eigenschaften in ihren Keimplasmen enthalten.

Oscar Hertwig in seinem gedankenreichen Buche „Zelle und Gewebe“ verallgemeinert diese Ansicht, indem er sagt: „So scheint denn die von mir mehrfach verfochtene Ansicht . . . in größerem Rechte, dass im Allgemeinen jede Zelle eines Organismus den ganzen Anlagekomplex von der Eizelle empfängt und ihre besondere Natur nur dadurch bestimmt wird, dass je nach den Bedingungen aus dem Anlagekomplex einzelne Anlagen . . . in Wirksamkeit treten, während die anderen latent bleiben“.

Bei den höheren Organismen gestalten sich aber die Verhältnisse anders; hier müssen wir eine erbungleiche Teilung im Sinne Weismann's annehmen und zwar aus folgenden sehr einfachen Gründen.

Bei höheren Tieren existiert ein sehr scharfer Gegensatz zwischen den somatischen Zellen einerseits und den Propagationszellen andererseits, da nur die letzteren einzig und allein die Fortpflanzungsfähigkeit besitzen. Bei den höheren Tieren finden wir weiter einen viel höheren Grad der histologischen Spezialisierung in den Körperzellen; es ist also wahrscheinlich, dass in diesen Zellen nur spezielle, streng bestimmte Anlagekomplexe sich befinden, die diese Bestimmtheit in den morphologischen und physiologischen Eigenschaften der Zellen verursachen. Der viel weniger ausgesprochene Gegensatz zwischen den Geschlechts- und Somazellen bei den Pflanzen oder z. B. bei *Hydra* und der viel niedrigere Grad der histologischen Differenzierung in den Körperzellen der einfacheren Wesen kann somit eben dadurch erklärt werden, dass die Scheidung der gesamten Anlagenkomplexe hier nicht in so vollständiger Art und Weise zu stande kommt, wie bei den höheren Organismen, mit anderen Worten, dass hier keine erbungleiche Teilung während der Ontogenese stattfindet.

Ich halte die erbgleiche Teilung, die den Pflanzen und den niederen Tieren eigen ist, als den phylogenetischen Vorläufer der erbungleichen Teilung, die allmählich im Laufe der Phylogenese aus der ersteren entstanden ist.

Der primäre Zustand wiederholt sich in der Ontogenese der höheren Organismen, weshalb bei der großen Mehrzahl der letzteren die ersten Teilungen des Eies erbgleich sind und nur die weiteren vollziehen sich auf dem Wege einer erbungleichen Teilung im Sinne Weismann's. Diese Annahme steht im vollem Einklange mit den bekannten von Driesch, Wilson und anderen beobachteten Thatsachen, dass nämlich die künstlich getrennten Zellen eines zwei-vier-acht-zelligen Embryos (bei Echiniden, *Amphioxus*) noch die volle Fähigkeit besitzen, einen neuen Organismus zu produzieren, so wie das primäre Ei. Diese Thatsachen erscheinen uns ganz klar bei der Annahme einer erbgleichen Teilung in den ersten Entwicklungsstadien, während sie durch künstliche Hilfhypothesen erklärt

werden müssten bei der Annahme einer von Anfang an sich erbgleich vollziehenden Teilung.

Noch ein Wort über den Einfluss der äußeren Bedingungen. Wenn aus dem Ei mit Notwendigkeit immer dieselbe Endform entsteht, so hängt dies „nur lediglich“ — sagt Hertwig — davon ab, dass beim gewöhnlichen Verlauf der Dinge die Eizellen sich stets unter denselben äußeren Bedingungen befinden, unter denselben Bedingungen der Ernährung, der Einwirkung der Schwerkraft, des Lichtes, der Wärme u. s. w. Um dies zu beweisen führt Hertwig eine größere Anzahl von Thatsachen an. So z. B. sagt er über die auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eier, die zu bestimmten Zeiten teils männliche, teils weibliche Individuen hervorbringen, Folgendes. „Ob sich die eine oder andere Form entwickelt, hängt von äußeren Bedingungen, nicht aber von Unterschieden im Bau der Anlagesubstanz selbst ab, in derselben Weise wie durch äußere (resp. korrelative) Bedingungen entschieden wird, ob an einem Zweig eine Knospe zu einem Laub- oder Blütenspross, zu einem Dorn oder einer Ranke etc. auszuwachsen wird“. „So legen bei *Hydatina*, einer Rotatorie, unter gewöhnlichen Verhältnissen manche Weibchen nur Eier, welche wieder Weibchen hervorbringen, andere Individuen dagegen nur Eier, aus welchen sich ausschließlich Männchen entwickeln. Der Experimentator kann indessen durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur zur Zeit, wenn bei jungen Tieren die Eibildung im Eierstock im Gang ist, bestimmen, dass sich die Entwicklungsrichtung später zum männlichen oder weiblichen Typus vollzieht“. „Melonen und Gurken, welche an demselben Stamm männliche und weibliche Blüten erzeugen, entwickeln bei hoher Temperatur nur die männliche, im Schatten und bei Feuchtigkeit dagegen nur die weibliche Form“ u. s. w.

Nach Hertwig also wird der Lauf der Entwicklung nur durch die Bedingungen bestimmt, die außerhalb der primären Anlagesubstanz sich befinden. Eine solche Annahme ist nach meiner Meinung durchaus unbegründet. Die äußeren Bedingungen sind nur lediglich Reize, sie ermöglichen und unterhalten den Entwicklungsgang, aber sie sind in keiner Weise die wirklichen ihn bestimmenden Ursachen; bestimmt wird der Entwicklungslauf in jedem einzelnen Falle vor Allem durch die Natur der Anlagesubstanz selbst, durch ihre höchst komplizierte, auf dem phylogenetischen Wege erworbene Struktur und Thätigkeit, durch die in ihr selbst schlummernden Bedingungen.

Ein ungeheurerer Gletscher ruht am steilen Berge, gehindert in seinem Herabstürzen durch die hervorstehende Klippe. Ein Bergstrom reisst allmählich die Klippe ein und der Gletscher, der bisher im äußerst labilen Gleichgewichte in der Ruhe war, stürzt mit Gewalt und Kraft hinab, eine ungeheuerere kinetische Energie befreiend, die in

ihm selbst im potentiellen Zustande aufbewahrt war. Ein kleiner Funken, durch den leisen Hauch des Windes getragen, fällt in die Mitte des Schießpulverhaufens hinein und verursacht die ungeheure Explosion des Pulvers, wobei sich eine kolossale kinetische Energie befreit. Ein Hühnerei wird in den Thermostat eingelegt und die höhere Temperatur verursacht den bewunderungswürdigen Entwicklungsprozess.

Aber wie es unrichtig wäre zu behaupten, dass in dem ersten Falle die Bewegung des Stromes, in dem zweiten der Funken oder der Wind die wirklichen Ursachen der ungeheuren Folgen waren, so wäre es auch ganz falsch in dem dritten Falle die Wärme als die wirkliche Ursache des Entwicklungsprozesses zu betrachten. Wenn ein Ei a einer Art A eine m -Temperatur und z. B. eine n -Lichtintensität zu seiner Entwicklung, und ein Ei b einer Art B , eine m' -Temperatur und z. B. eine n' -Lichtintensität bedürfte, so wäre es ganz grundlos zu behaupten, dass die Verschiedenheiten in der Temperatur, in der Lichtintensität u. s. w. die wirklichen Ursachen davon waren, dass aus $a-A$, und aus $b-B$ entstanden ist.

Dass die Ontogenese von vielen äußeren Bedingungen abhängig ist, das ist eine längst bekannte Thatsache, aber diese Bedingungen müssen wir nur lediglich als Impulse betrachten, auf welche der sich entwickelnde Embryo reagiert; die Reaktion ist aber in jedem einzelnen Falle verschieden und lediglich durch die Natur der Anlage, durch die Organisation der Anlagesubstanz bestimmt, ganz in derselben Weise wie die Wärme auf verschiedene chemische Verbindungen wirkend, einen in jedem einzelnen Falle differenten Effekt hervorbringt, in Abhängigkeit von Verschiedenheiten im chemischen Baue der Verbindungen.

Die gegenseitigen Wirkungen der Zellen, denen Hertwig mit vollem Rechte eine so hohe Rolle in den Entwicklungsprozessen zuschreibt, können auch lediglich als äußere Impulse betrachtet werden, als Reize, die die Anlagen im Keimplasma der Embryonalzellen in Thätigkeit rufen und zur Entfaltung bringen.

Mit vollem Rechte sagt also der geniale Naegeli, dass es von äußeren Bedingungen abhängt „welche im Idioplasma enthaltene Anlagen zur Entfaltung gelangen“. In demselben Sinne äußert sich auch Weismann in seiner neuesten gedankenreichen Schrift: „Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize“ (1894), indem er die äußeren Bedingungen nur als „auslösende Reize“ betrachtet. —

Kropf- und Mageninhalt einiger einheimischer Vogelarten.

Obwohl ich mir bewusst bin, dass nachstehende Untersuchungsergebnisse des Kropfes und Magens einiger einheimischer Vogelarten nichts Neues bringen, so glaube ich doch, dass dieselben nicht ganz ohne Interesse sein dürften, zumal in der ornithologischen Litteratur verhältnismäßig nur sehr wenig derartige Angaben zu finden sind. Betreffs der einzelnen Beobachtungen will ich bemerken, dass diejenigen, denen kein Personennamen beigelegt ist, von mir angestellt worden sind, dagegen bei den von anderen Untersuchern herrührenden Notizen immer Name und Wohnort, sowie die Zeitschrift etc., wo die Beobachtungen zur Veröffentlichung kamen, genannt worden sind.

Die nun folgenden Angaben beziehen sich auf das Auer-, Birk- und Haselwild und auf die Ringeltaube.

Auerwild.

1864. Jäckel in Unterfranken fand im Magen einer jungen Henne am 4. September lauter Blättchen der Heidelbeere und einige Beeren solcher, Sand- und Kieaskörner und (?) Waldkirschen-Kerne. *Journal f. Ornithologie*, 1866, 342.

1866. Am 1. Oktober wurde im oberen sächs. Vogtlande aus Versehen eine Henne erlegt. Im Schlunde derselben befand sich ein Blütenzweig der Heide, im Kropfe Heidel- und Preiselbeeren, 3 Blätter des Heidelbeerstrauches, Blütenzweige der Heide und ein unversehrter Marienkäfer; im Magen zerkleinerte Heidelbeeren und Quarzkörner bis Reis- resp. Linsengröße. Vom Saft der Beeren hatten namentlich die Gedärme eine blauviolette Färbung angenommen.

Ende Sept. wurden bei St. Wolfgang (Steiermark) 2 Ketten mit Hennen beobachtet. Alt und jung befand sich auf der Schwarzbeerlese. *Reiser, V. Jahresber. des Comité für ornithol. Beob. in Oesterreich-Ungarn*, p. 256.

1868. Der Kropf eines im letzten Aprildrittel erlegten Hahnes war mit Kiefernadeln vollgepfropft, darunter auch eine Zweigspitze desselben Baumes.

1890. Bei einer Ende April im Riesengebirge geschossenen Henne ergab die Untersuchung folgendes:

Der Kropf zeigte sich prall gefüllt mit Knospen und jungen Blättern der Buche; die ersteren waren noch unversehrt, die Henne hatte sie wahrscheinlich einfach abgebissen und verschluckt. Die Zahl der Blütenknospen betrug ca. 350—400, die der Blattknospen war viel geringer. Die jungen Blätter hatten teilweise ihre Blattflächen noch nicht entfaltet, falls dies schon geschehen, hatte sie die Henne in mehrere Stücke zerrissen.

Der Magen enthielt eine bedeutende Anzahl hirsekorn- bis linsengroßer (die ersteren oder etwas größeren viel häufiger als letztere) schon etwas abgerundeter Kieselsteinchen, darunter befanden sich auch 2 über erbsengroße scharfkantige und -eckige Stückchen von Porzellan oder ähnlicher Masse und außerdem Fasern von zerkleinerten Knospenschuppen und gelbliche Massen von Blütenknospen.

Ein zu derselben Zeit von gleicher Gegend erhaltener Hahn hatte im Kropfe eine mäßige Portion unzerbissener Kiefernadeln, 1 Dutzend noch zusammengefalteter Buchenblätter und Knospenschuppen desselben Baumes, im Magen klein geriebene Kiefernadeln und eine große Anzahl linsengroße und einzelne kaum erbsengroße, an den Kanten und Ecken abgerundete Steinchen,

meist Kiesel. Sogar der vor dem Magen liegende Teil der Speiseröhre war ganz mit Kiefernadeln angefüllt.

Auch der Kropf eines zu derselben Zeit im sächs. Vogtlande geschossenen Hahnes erwies sich mäßig angefüllt mit Kiefernadeln, mit 4 unzerstückelten Blütenknospen desselben Baumes und 2 dergl., an deren unterem Ende noch mehrere Nadeln saßen.

Bei einem aus der Zittauer Gegend stammenden Hahne, den ich einige Tage später zu untersuchen Gelegenheit hatte, bildete den Kropfinhalt eine Anzahl glatt abgegebissener Fichten- und Kiefernzweigspitzen, $\frac{1}{2}$ Dutzend circa 20 mm lange und mit Knospen versehene Spitzen und einzelne lose Knospen des Heidebeerstrauches.

Dagegen hatte ein anderer in derselben Gegend fast gleichzeitig erlegter Hahn den Kropf vollgestopft mit einer großen Menge unversehrter Kiefernadeln, einzelnen Blütenknospen mit Nadeln desselben Baumes, mit mehreren abgeebissenen Astspitzen, 2 vorjährigen Blattstückchen und einer Beerenhaut vom Heidelbeerstrauche und einer ganz geringen Menge zerkleinerter Kiefernadeln.

Der Kropfinhalt eines 3. einige Tage später von dort erhaltenen Hahnes dagegen bestand nur aus einigen Tannennadeln, die zum Teil zerkleinert waren, und einer Zweigspitze mit mehreren Blattknospen der Erle.

Ein am 8. Mai ebenfalls in Sachsen (wo?) geschossener Hahn endlich hatte im Kropfe zahlreiche junge Tannennadeln, Blütenschuppenreste und in großer Masse Reste von Tannen- oder Kiefernblütenkätzchen.

Birkwild.

1882. Neumann und Grünwald in Großenhain fanden bei einem den 16. April untersuchten Hahne im Magen Moosspitzen, trockene Pflanzenteile mit ziemlich stark zerkleinerten Stengeln, sowie ziemlich viel fast gleichgroße Quarkörner. *Journal für Ornithologie*, 1884, 39.

1889. Ein am 7. November bei Schluckenau i. B. geschossener Hahn hatte im Kropfe männliche Blüten der Erle und Birke und Heidelbeerkraut. *Loos, V. Jahresbericht der ornitholog. Beobachtungsstationen im Königreich Sachsen*, p. 56.

1890. Der Magen dreier im Frühjahr erlegter Hähne enthielt folgendes:

Nr. 1. Eine große Anzahl hirsekorn- bis linsengroße, und noch etwas größere abgerundete und abgeschliffene Kiesel, geringe Reste von zerbissenen Nadeln, hingegen sehr zahlreiche etwa zentimeterlange schwache rindenlose Astteile einer Weide oder Pappel, außerdem sehr viele teils ganze, teils zerbissene Blütenkätzchen, einige Blätter und Blattknospen und deren losen Schuppen jedenfalls derselben Pflanzen.

Nr. 2 gegen den 14. Mai bei Pirna geschossen, neben einer großen Anzahl meist linsengroßer, wenigen hirsekorngroßen abgerundeten Kiesel, Reste eines *Otiorhynchus* und ebenfalls viele ca. 1 cm lange rindenlose Endzweigspitzen einer Weide oder Pappel.

Nr. 3, zu gleicher Zeit von demselben Orte erhalten, dieselben zahlreichen schon näher bezeichneten Steinchen, bedeutend weniger Zweigspitzen als Nr. 2, dagegen eine Masse grüner faseriger Substanz (von Nadeln herrührend?).

Haselwild.

1884. Im Herbst wurde 1 Exemplar mitten im Dorfe Arnoldsgrün (sächs. Vogtland) von einem Ebereschenbaume, auf welchem es längere Zeit Beeren verzehrte, heruntergeschossen.

1886. Den 23. Dezember pflückte 1 Exemplar auf einem der an der Georgwalder-Schluckenauerstraße stehenden Ebereschenbäume in Gemeinschaft mit Wacholderdrosseln ebenfalls Beeren. *Schmidt, Ebersbach, II. Jahresbericht d. ornith. Beobachtungsstationen im Königreich Sachsen, p. 179.*

1887. Der Kropf eines am 20. Juli bei Arnoldsgrün aufgefundenen ♀, dem der Kopf fehlte und das größtenteils gerupft war, enthielt einige ganze Heidelbeeren und Quarkkörner; auch im Magen fanden sich zerkleinerte solche Beeren. Kropf, Magen und die ganzen Eingeweide waren vom Beerensaft blaugrün resp. violett gefärbt.

1888. Im Herbst wurde bei Planitz (b. Zwickau) 1 Exemplar geschossen, das den Kropf mit Spitzen vom Heidelbeerkraut gefüllt hatte. *Windisch, II. Jahresber. d. ornith. Beobachtungsstationen im Königreich Sachsen, p. 114.*

1889. Die Untersuchung des Kropfes und Magens eines am 20. September bei Arnoldsgrün geschossenen ♂ ergab folgendes: im Kropfe befanden sich ganze und zerbrochene Heidelbeeren und 2 Zweigspitzen der Heide, der Magen enthielt Kerne von denselben Früchten, Hautreste von Ebereschenbeeren und zahlreiche leicht abgerundete Quarkkörner von Hirsekorn- bis fast Linsengröße (jedoch von letzteren nur einige). Wie bei dem 1887 untersuchten ♀ waren auch bei dem ♂ Kropf, Magen und Gedärme dunkelblaugrün resp. violett gefärbt.

Ringeltaube.

1879. Neumann und Grünewald in Großenhain beobachteten den 13. Juli 1 Paar, welches emsig mit Aufsuchen von Wegebreitsamen beschäftigt war, der ihm, obgleich noch nicht reif, sehr wohl zu schmecken schien. *Ornithologisches Centralblatt, 1881, 42.*

1890. Den 18. August verzehrte 1 Paar ebenfalls in der Gegend von Großenhain eifrig beim Ackern bloßgelegte große Regenwürmer und Engerlinge. Neumann und Grünewald. *Journal f. Ornithologie, 1882, 88.*

1886. Zur Zeit der Repsernte finden sich die im Großen Garten bei Dresden zu hunderten nistenden auf den Repsfeldern ein zum großen Leidwesen der Landwirte. *Johst, Altkoschütz, II. Jahresber. d. ornithol. Beobachtungsstationen im Königreich Sachsen, p. 171.*

1887. Der Kropf eines am 26. September bei Arnoldsgrün geschossenen ♀ enthielt ausschließlich Roggenkörner, im Magen dergl. und Quarzstücke bis fast Erbsengröße.

1888. Im Spätsommer werden bei Klix (Lausitz) in Haidekornfeldern oft Flüge bis zu 50 Stück angetroffen. *Schuster.*

Der Mitte März eintretende starke Schneefall zwang die Ringeltauben in Planitz bei Zwickau, menschlichen Kot zu verzehren.

Ein später dort untersuchtes Exemplar hatte den Kropf mit den Spitzen einer Kressenart gefüllt. *Windisch, IV. Jahresber. d. ornith. Beobachtungsstationen im Königreich Sachsen, p. 110.*

1890. Auf April fielen in der Nähe von Schilbach (sächs. Vogtland) wiederholt Ringeltauben auf einem an den Wald grenzenden Kleeelde ein. Um

festzustellen, was diese Tauben dort suchten, wurde am 5. April eine erlegt. Der Magen derselben enthielt neben zahlreichen Kieselsteinen von Linsengröße, einige Reste von Kleeblättchen und eine grünlichgelbe Masse, die wahrscheinlich auch von solchen herrührte. Der Kropf aber war bis zum Platzen mit Kleeblättern gefüllt. Eine sorgfältige Zählung derselben ergab, dass, trotzdem ein kleiner Teil des Kropfinhaltes verloren gegangen, in der Speiseröhre und dem Kropfe allein ca. 600 Blätter (nicht Blättchen!) vom Rotklee sich befanden; manche derselben hatte die Taube in mehrere Stücke zerpfückt, die meisten jedoch erwiesen sich unverletzt oder nur an der Stelle etwas beschädigt, wo sie am Blattstiel saßen.

Dass diese Ernährungsweise der Ringeltaube auch in anderen Gegenden zu dieser Jahreszeit stattfindet, beweist folgende Notiz: R. Tobias schreibt in den Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Görlitz, Bd. XII, 82 von ihr: „Frisst im Frühjahr häufig die sich entfaltenden jungen Kleeblätter, ich fand oft den Kropf ganz davon vollgestopft, ohne ein Getreidekörnchen, und im Juli darin Dutzende kleine Gehäuseschnecken“.

Dr. F. Helm (Chemnitz).

F. W. Pavy, Die Physiologie der Kohlehydrate. Ihre Verwendung als Nahrungsmittel und ihr Verhältnis zum Diabetes.

Autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Karl Grube, Arzt in Neuenahr. 8. IX u. 257 S. mit 32 Abbildungen. Leipzig und Wien. Franz Deuticke, 1895.

Herr Pavy beschäftigt sich seit mehr als 30 Jahren mit dem Studium der Rolle, welche die Kohlehydrate im tierischen Organismus spielen. Das Ergebnis dieser Studien, sowohl der schon früher veröffentlichten als auch neuer Untersuchungen hat er in diesem Buche zusammengestellt und zugleich durch theoretische Betrachtungen vervollständigt, welche seine Anschauungen über die Lebensvorgänge im tierischen und pflanzlichen Organismus darlegen und zugleich Licht auf die immer noch rätselhaften Vorgänge beim Diabetes werfen sollen.

Nach einleitenden Bemerkungen über die Herkunft, chemische Natur und Einteilung der Kohlehydrate wird auf die Wichtigkeit der neuen Untersuchungen von Emil Fischer über die Zucker und den dadurch ermöglichten Nachweis derselben durch Darstellung der Osazone hingewiesen (vergl. hierzu das Referat von O. Schulz, Biolog. Centralbl., Bd. X, S. 551). Verf. bespricht hierauf die Glykoside und reproduziert Untersuchungen aus den Proceedings of the Royal Society, LV, 53 (1893), nach denen es ihm gelungen sei, aus Proteiden (Eiweißkörpern) durch Einwirkung von Kalilauge einen zuckerartigen Körper darzustellen, der Aehnlichkeit mit Landwehr's „tierischem Gummi“ hat. Neuerdings ist es ihm auch möglich gewesen, diese Zerlegung durch Kochen mit Schwefelsäure und bei der Verdauung durch Pepsin

zu erhalten. Der so gewonnene zuckerartige Körper ist optisch inaktiv und nicht gärungsfähig, wirkt reduzierend auf Fehling'sche Lösung und gibt mit Phenylhydrazin ein Osazon, welches aber nicht Glykosazon ist. Aus diesem Osazon kann der Zucker nach Fischer's Methode wieder dargestellt werden.

Aus diesen Versuchen schließt Herr Pavy, dass die Proteide zu den Glykosiden gehören und in der Pflanzenzelle durch Synthese aus Kohlehydraten und Stickstoffverbindungen erzeugt werden, wobei wahrscheinlich das Asparagin eine wichtige Rolle spielt.

Verf. beschreibt sodann die von ihm angewandten Methoden zum Nachweis und zur quantitativen Bestimmung der Kohlehydrate in den tierischen Geweben und Flüssigkeiten. Nachdem die Eiweißkörper und Farbstoffe durch Kochen mit Natriumsulfat entfernt, wird mit Alkohol ausgezogen, welcher nur den Zucker, aber nicht Glykogen und andre Amylosen aufnimmt und im alkoholischen Auszug das Reduktionsvermögen vor und nach dem Kochen mit Schwefelsäure bestimmt. Durch letzteres Verfahren werden alle Kohlehydrate in Glykose übergeführt. War Glykose allein vorhanden, so geben beide Bestimmungen gleiche Werte; ergibt die erste Bestimmung kleinere Werte, so hat man es mit einem oder mehreren Zuckerarten von niederem Reduktionsvermögen zu thun. In dem alkoholischen Rückstand bestimmt man die Amylosen durch Lösen in Kalilauge, Einbringen in Alkohol, Sammeln des Niederschlages und Inversion durch Schwefelsäure. Zur Bestimmung der Reduktion kann man sich entweder der Fehling'schen Lösung oder einer vom Verf. etwas modifizierten Form bedienen und zwar entweder wie gewöhnlich volumetrisch, oder durch Gewichtsbestimmung, indem man das reduzierte Kupferoxydul in Salpetersäure löst und galvanisch niederschlägt. Verf. zieht aber im allgemeinen die von ihm angegebene Ammoniak-Kupferprobe vor, bei welcher das durch Reduktion gebildete Oxydul in Lösung bleibt und die Farbenreaktion besser beurteilt werden kann.

Werden Kohlehydrate in der Nahrung zugeführt, so entsteht durch die Wirkung der Verdauungsfermente ein Zucker von niederem Reduktionsvermögen als Glykose, welcher im Pfortaderblut nachgewiesen werden kann. Während im Blut der verschiedenen Körperteile niemals mehr als etwa 1‰ Zucker (als Glykose berechnet) gefunden wird, enthält das Blut der Pfortader im Hungerzustande oder bei Fütterung mit Fleisch etc. etwa ebensoviel, dagegen nach Zuführung stärkehaltigen Futters 1—2, ja zuweilen bis zu 5‰ eines Zuckergemenges, das hauptsächlich aus Maltose und Glykose besteht. Dieser Zucker wird in der Leber zurückgehalten und zwar in der Form des Glykogens, das dann postmortal in Glykose umgewandelt wird. In das Blut der Lebervene gelangt nach Herrn Pavy davon während des normalen Lebens nichts. Denn die Lebervene enthält nicht mehr Zucker als

alles übrige Blut. Diesem geringen Gehalt entsprechend geht auch immer eine geringe Menge in den Harn über, welcher stets etwas Zucker enthält, wie schon Brücke fand. Die Gewebe sind alle zuckerreicher als das Blut. Neben diesem enthalten alle Gewebe noch Kohlehydrat aus der Gruppe der Amylosen, welches zum Teil Glykogen ist, das aber von andern ähnlichen Kohlehydraten nicht getrennt werden kann; das Gemenge fasst daher Herr P. unter dem Namen Amylose-Kohlehydrat zusammen. Die Leber unterscheidet sich also nicht qualitativ sondern nur quantitativ von den anderen Organen.

Eine Zuckerbildung in der Leber aus dem dort abgelagerten Glykogen kommt nach Herrn P. niemals im Leben vor. Im Diabetes ist die Fähigkeit der Leber Glykogen aus Zucker zu bilden mehr oder weniger geschwächt; daher geht der Zucker in den Kreislauf und damit auch in den Harn über; in den leichteren Graden der Krankheit geht dies nur mit dem aus eingeführten Kohlehydraten gebildeten Zucker vor sich, in schwereren auch mit dem nach des Verf.'s Ansicht aus den Eiweißkörpern der Nahrung sowie der Gewebe abspaltbaren Zucker.

Soweit haben wir es im Wesentlichen mit den Ergebnissen von Untersuchungen zu thun, welche Herr P. seit langen Jahren verfolgt und deren übersichtliche Zusammenstellung in einem Buche sehr dankenswert ist. Bis auf die angenommene Betrachtung der Proteide als Glykoside, welche durch die Versuche des Herrn P. doch noch nicht genügend sichergestellt erscheint, wird er auch auf die Zustimmung der großen Mehrzahl der Physiologen rechnen können. Dass in der That die Leber den ihr aus dem Darmkanal zugeführten Zucker als Glykogen ablagert, wie es Herr P. seit 1860 behauptet, ist heute allgemein anerkannt. Aber die Mehrzahl der Physiologen nimmt heute auch an, dass neben dieser Glykogenbildung auch eine Glykogenie d. h. eine Rückumwandlung des Glykogens in Zucker vorkomme. Und was Herr P. dagegen vorbringt, erscheint mir nicht beweiskräftig genug. Nach Herrn P.'s Ansicht soll durch Synthese der stickstoffhaltigen und stickstofffreien Zerlegungsprodukte, welche bei der Verdauung der Eiweißkörper entstehen, wieder Eiweiß gebildet werden und zwar schon in den Darmzotten; außerdem aber soll durch die Lebensprozesse des Protoplasmas in den Leberzellen dieselbe Synthese zustande kommen. Woher die dazu nötigen stickstoffhaltigen Bestandteile kommen, wird nicht erklärt; aus den Proteiden der Nahrung können sie nicht stammen, da diese ja schon in den Zotten rekonstruiert werden sollen und angeblich gar keine Peptone zur Leber gelangen. Außerdem soll auch Fett aus dem Glykogen der Leber entstehen. Das ist möglich und kommt gewiss unter Umständen vor; ob es aber unter normalen Verhältnissen in nennenswertem Maße geschieht, ist doch sehr zweifelhaft.

Da im Hungerzustand das Glykogen aus der Leber verschwindet, so liegt es doch nahe anzunehmen, dass es in Zucker übergeht, dadurch diffusionsfähig wird, in den Kreislauf gelangt und dann zu CO_2 und H_2O verbrennt. Der analoge Vorgang kommt ja auch in der Pflanze vor, wenn die Stärke der Reservestoffe in den Saftstrom übergeht, um zur Ernährung des Embryos zu dienen. Da im Blute ein zuckerbildendes Ferment vorhanden ist, warum sollte es nicht auch im Leben wirken, so dass also die beiden entgegengesetzten Prozesse der Glykogenbildung und der Zuckerbildung neben einander hergehen und es von der relativen Intensität beider abhängen würde, ob die Leber glykogenärmer oder glykogenreicher wird. Dass der im Blut vorhandene Zucker ganz und gar als solcher in den Harn übergehen muss, geht aus Herrn P.'s Versuchen nicht hervor, zumal er den Zuckergehalt des Harns im Durchschnitt nur halb so groß findet als den des Blutes. Endlich noch Eins. Wenn ein Tier bei gemischter Kost ebensoviel C ausscheidet, als es in der Nahrung aufgenommen hat, wie kann dann das Kohlehydrat in der Leber abgelagert werden, ohne dass ein gleicher Betrag von anderem C verbrannt ist? Aus alledem geht meines Erachtens hervor, dass wir die Möglichkeit fortwährender Zuckerbildung in der Leber als einen physiologischen Vorgang annehmen und dass wir in der That die Leber als einen Regulator anzusehen haben, welcher bei reichlicher Zufuhr von Kohlehydraten den Ueberschuss aufspeichert, um ihn beim Hunger oder ungentügender Ernährung wieder abzugeben. Der Diabetes kann dann immerhin, wie Herr P. will, durch eine Verminderung der ersteren Fähigkeit zu stande kommen.

Die vorliegende Uebersetzung des Pavy'schen Buches ist nichts weniger als mustergiltig. Die Kunst der schönen und klaren Darstellung, welche wir gerade an den Engländern bewundern, kommt natürlich nicht allen in gleichem Maße zu. Aber wenn wir die unklare und ungelenke Sprache dieser deutschen Ausgabe auf Rechnung des Verfassers schieben wollten, thäten wir ihm sicher Unrecht. Sätze wie der S. 2: „Das lebende Protoplasma dient vermöge seiner Fähigkeit, auf in seinen Bereich und unter seinen metabolischen Einfluss gelangende Stoffe einzuwirken, als Medium, durch welches die solare Energie die entstehenden Veränderungen hervorruft. Diese Kraft wird in dem zusammengesetzten Körper in einem latenten oder potentiellen Zustand gehalten, fertig, als aktuelle oder kinetische Energie in Freiheit zu treten, wenn ihr Träger zerstört wird“, oder der andre (S. 6): „Neben dem chemischen, durch die metabolische Thätigkeit hervorgerufenen und zur Cellulosebildung führenden Vorgang spielt sich noch ein auf einer verwandten, wenn nicht derselben Fähigkeit beruhender plastischer oder formativer Prozess ab, in Folge dessen der neugebildete Körper einen besonderen strukturellen Charakter erhält“, mögen als

Beispiele dienen, um zu beweisen, dass der Genuss beim Lesen des Buches nicht ein ungemischter ist. Störend wirken auch die Verwendung falscher Termini technici, z. B. „Absorption“, wo wir im deutschen „Resorption“ sagen u. dergl. Warum endlich der berühmte französische Physiologe Claude Bernard durchgängig Bernhard genannt wird, ist mir unklar; im Original kann das doch unmöglich schon geschehen sein.

Die Ausstattung des Buches einschließlich der beigegebenen Figuren, phototypischer Darstellungen der Osazonkrystalle, Darmzotten und ihrer Epithelien, ist vortrefflich.

J. Rosenthal.

T. Jeffrey Parker, Vorlesungen über elementare Biologie.

Autorisierte deutsche Ausgabe von Dr. Reinhold von Hanstein.

8. XXI und 303 Seiten. Mit 88 in den Text eingedruckten Abbildungen.

Braunschweig. Vieweg & Sohn. 1895.

Dieses Buch ist für Anfänger bestimmt, seine Durchsicht wird aber auch denen, die als Lehrer in irgend einem Zweige der Biologie wirken, nützliche Winke geben. Alle Vorzüge, welche wir an den englischen „Text books“ so oft bewundern: Klarkeit der Darstellung, prägnante Kürze, die Kunst schwierige allgemeine Probleme an glücklich gewählten Einzelbeispielen zu entwickeln, finden sich auch in ihm. Das Buch behandelt in erster Linie morphologische Thatsachen aus dem Gebiete der Botanik und Zoologie, daneben werden aber auch physiologische, wenn auch kürzer, berührt. Was aber besonders hervorzuheben ist, Botanik und Zoologie stehen nicht unvermittelt neben einander, sondern die ganze Welt der Lebewesen erscheint als ein einheitliches Reich, von den einfachsten zu den verwickeltesten Formen allmählich stufenweise aufsteigend, so dass der Ausdruck „Biologie“ hier vollkommen gerechtfertigt ist. Diese Einheitlichkeit der Darstellung wird nicht wenig unterstützt durch eine gleichmäßig durchgeführte, in den vom Verfasser neu eingeführten Bezeichnungen meist, d. h. wenige Fälle ausgenommen¹⁾, sehr glücklichen Terminologie, welche gleichartige Dinge bei Pflanzen und Tieren auch mit denselben Namen nennt.

In 9 Vorlesungen behandelt Verf. die einfachen einzelligen Organismen und die denselben gleichwertigen Elemente der höheren Organismen, *Amoeba*, *Haematococcus*, *Heteromita*, *Euglena*, *Protomyxa* und Mycetozoen, *Saccharomyces*, Bakterien, wobei zugleich auf den Aufbau der höheren Organismen aus Zellen hingewiesen und die Fragen der Biogenese und Homogenese, im Gegensatz zu Abiogenese und Heterogenese behandelt werden. In einem zweiten Abschnitt (Vorl. X—XVII) werden die einzelligen Wesen mit Komplikation des Baues und mit physiologischer Arbeitsteilung besprochen und zwar erstens diejenigen, bei denen die Komplikation auf Differenzierungen im Zellkörper beruht (*Paramaecium*, *Stylonichia*, *Oxytriche*, *Opalina*, *Vorticella*, *Zootamnium*), woran sich Betrachtungen über die Arten und ihre Entstehung sowie über die

1) Zu diesen Auanahmen rechne ich nicht, wie der Herr Uebersetzer, das Wort „Spermen“ statt des ungeschickten „Spermatozoen“. Noch besser freilich scheint mir der von Herrn L. Auerbach vorgeschlagene Ausdruck „Spermien“. Vergl. Biol. Centralblatt, XI, 727.

Prinzipien der Klassifikation reihen; sodann diejenigen, bei welchen die Komplikation auf Differenzierungen der Zellwand oder auf dem Auftreten von Skelettbildungen im Protoplasma beruhen (Foraminiferen, Radiolarien, Diatomeen); endlich diejenigen, deren Komplikation durch Verlängerung und Verzweigung der Zelle zu Stände kommt (*Mucor*, *Vaucheria*, *Caulerpa*). Hieran schließen sich Auseinandersetzungen über Tiere, Pflanzen und Protisten.

Der dritte Teil behandelt mehrzellige Organismen mit fehlender oder nur geringer Zelldifferenzierung und zwar werden unterschieden: lineare (*Penicillium*, *Agaricus*, *Spirogyra*), flächenhafte (*Monostoma*) und körperliche Zellaggregate (*Ulea*, *Laminaria*). Im vierten Teil werden Zellaggregate mit beschränkter Zelldifferenzierung behandelt und zwar *Nitella*, welche Gelegenheit bietet zur Besprechung des Generationswechsels; *Hydra* (hier: Ento- und Ektoderm, Urdarm, intra- und extrazelluläre Verdauung), Hydroidpolypen, *Dyphyes*, *Porpita*, woran sich die Besprechung der Spermato- und Oogenese, der Reifung und Befruchtung des Eies und der Beziehungen zwischen einzelligen und zweischichtigen Tieren anschließt.

Der fünfte Teil handelt von den höheren Tieren und Pflanzen. Er beginnt mit *Polygordius*, an welchem u. a. der Aufbau aus 3 Schichten, die metamere Gliederung, das Zirkulations-, Respirations- und Exkretionssystem, die hohe Entwicklung des Nervensystems und die charakteristischen Entwicklungsstadien (Oospherm, Polyplast, Gastrula, Trochosphaera) besprochen werden. Zur Uebersicht der Tierstämme werden als Typen Seestern, Krebs, Muschel und Hundshai eingehend beschrieben, sodann als Pflanzen die Moose, Farne, und für die höheren *Equisetum*, *Salvinia*, *Selaginella*, Gymnospermen und Angiospermen.

Mit Recht hebt der Verf. in der Vorrede hervor, dass es darauf ankomme, den Studierenden nicht sowohl mit den Thatsachen als vielmehr mit den Ideen der Wissenschaft bekannt zu machen, dass aber diese Ideen am besten verstanden werden, wenn sie an konkreten Beispielen studiert werden. Die obige Skizzierung des Inhalts mag eine ungefähre Vorstellung von der Art geben, wie er diesen Plan zur Ausführung gebracht hat. Natürlich konnten dabei nur einige Momente angedeutet werden. Es gibt aber in Wahrheit kaum eine bedentliche Frage, die nicht gelegentlich behandelt würde und zwar bei aller Kürze immer klar und an passender Stelle. Wir können Allen denen, welche sich eine gute Uebersicht über die gesamte Lebewelt verschaffen wollen, das Studium des Buches dringend empfehlen. P.

Richtigstellung.

Durch die Freundlichkeit des Verfassers erhalte ich den in dieser Zeitschrift veröffentlichten Aufsatz „Der subepitheliale Nervenplexus der Ctenophoren“ von A. Bethe, der mir zu folgender Richtigstellung Anlass gibt: Bethe schiebt mir zu, ich hätte behauptet, dass die Ctenophoren ihr spezifisches Gewicht dadurch verändern, dass sie das in ihnen befindliche Wasser komprimieren. Ich wäre Herrn Bethe sehr dankbar, wenn er mir nachweisen könnte, wo ich diesen Unsinn behauptet haben soll. In meiner Arbeit habe ich lediglich behauptet, dass die Ctenophoren ihr spezifisches Gewicht ändern; da ich die Frage nur beiläufig streifte, so habe ich mich nicht eingehender darüber geäußert, wie ich mir diesen Vorgang vorstelle; das gibt aber Herr Bethe doch nicht das Recht, anzunehmen, ich hätte mir das physikalisch

möglichst ungeheuerlich vorgestellt. Ich habe mir gedacht, dass durch Kontraktion gewisser Muskeln eine Verringerung des Volumens der Gallerte stattfindet, natürlich unter Austritt von Wasser aus derselben; dadurch tritt eine Erhöhung des spezifischen Gewichtes ein, falls dasselbe ursprünglich größer war als das des umgebenden Wassers. Dass thatsächlich sehr bedeutende Volumsveränderungen bei Ctenophoren eintreten können, die nur unter Austritt von Flüssigkeit aus der Gallerte denkbar sind, geht aus den Beobachtungen von Verworn mit Sicherheit hervor; und der Gedanke, dass kleine Volumsveränderungen durch Muskelkontraktionen verursacht werden, ist vielleicht doch nicht allzu absonderlich; er hat aber vor allem mit der Zusammendrückbarkeit des Wassers nichts zu thun.

Heidelberg, 16. Februar 1895.

P. Samassa.

Replik.

Die „Erwiderung“ des Herrn W. A. Nagel in Nr. 5 des laufenden Jahrganges dieser Zeitschrift nötigt mich, auch meinerseits noch einmal das Wort in dieser Sache zu ergreifen.

Nachdem Herr Nagel zuerst bemängelt hatte, dass ich eine von ihm „ausdrücklich erörterte“ Deutung „kurz abgewiesen“ habe, ohne eine andre Erklärung „wenigstens anzudeuten“, sieht derselbe sich nunmehr nach meiner in Nr. 2 dieses Jahrganges in dieser Zeitschrift veröffentlichten Entgegnung zu dem Vorwurfe veranlasst, ich habe eine ausdrücklich als vorläufige Mitteilung gekennzeichnete Veröffentlichung „voreilig“ kritisiert.

Zu einem derartigen Vorwurfe würde Herr Nagel nur dann berechtigt sein, wenn er in seiner Mitteilung, auf welcher mein Referat sich bezog, angegeben hätte, dass er seiner Deutung später noch eine weitere Begründung geben würde. Herr Nagel hatte jedoch, nach kurzer Angabe der von ihm gemachten Beobachtungen den Satz ausgesprochen: „Diese Beobachtungen zeigen auf das Klarste¹⁾, dass die Gewöhnung an dem Reiz nicht ein einfach physiologischer Ermüdungsvorgang, sondern ein psychischer Prozess ist“.

Herr Nagel war somit ganz offenbar der Ansicht, — und dieselbe Auffassung spricht aus seiner Note auf S. 813 des vorigen Jahrganges dieser Zeitschrift —, dass die in der „Vorläufigen Mitteilung“ von ihm erwähnten Beobachtungen genügten, um den Leser von der Richtigkeit seiner Deutung zu überzeugen bzw. sich eine Ansicht über dieselbe zu bilden. Ich muss daher den von Herrn Nagel mir gemachten Vorwurf „voreiliger Kritik“ auf das Bestimmteste zurückweisen.

Indem ich durch diese Erklärung sowie durch meine in Nr. 2 dieses Jahrganges gegebene Darstellung des Sachverhalts meinen Standpunkt Herrn Nagel gegenüber hinlänglich charakterisiert zu haben glaube, werde ich auf eventuelle weitere Bemerkungen des Herrn Nagel an dieser Stelle nicht mehr antworten.

R. v. Hanstein.

1) Die Hervorhebung dieser Worte rührt von mir her.

R. v. H.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. April 1895.

Nr. 8.

Inhalt: Garbowski, Kausalanalytische Theorie der epigenetischen Evolution mit dreifacher Rhythmusharmonie in der Ontogenese. — vom Rath, Ein Fall von scheinbar bewiesener Telegonie. — Werner, Nachträgliche Bemerkungen über die Schlangenzählung. — Tiebe, Felix Plateau's Beobachtungen und Versuche über die Schutzmittel von *Abraxas grossulariata*. — Rohde, Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten.

Kausalanalytische Theorie der epigenetischen Evolution mit dreifacher Rhythmusharmonie in der Ontogenese.

Dargestellt von Dr. Tad. Garbowski in Wien.

Kritische Verfolgung einiger descendenztheoretischer Probleme, mit denen ich mich zum Zwecke einer einschlägigen Publikation seit geraumer Zeit befasse, hat eine gründliche Einsichtnahme in alle entwicklungsgeschichtlichen Lehrrsätze nötig gemacht, welche in letzter Zeit namentlich in Deutschland und in Amerika aufgestellt und entwickelt wurden. So glaube ich denn in der Behandlung solcher meist schwer verständlichen Entwürfe zu einer gewissen Fertigkeit gelangt zu sein und will im Nachstehenden versuchen, jüngst von Driesch publizierte, sehr interessante Ideen objektiv und übersichtlich darzustellen, zumal ich selbst mich in der glücklichen Lage befinde, noch keine ontologische Theorie erdacht, geschweige denn publiziert zu haben. Zu seinen jetzigen entwicklungsgeschichtlichen Ansichten ist der Genannte erst nach und nach gekommen, vornehmlich an der Hand jener geschickten Versuche mit Echiniden, welche aus seinen „Entwicklungsmechanischen Studien“ allgemein bekannt sind. Theoretische Gedanken hat Driesch bereits in den „Mathematisch-mechanischen Betrachtungen ontologischer Probleme“, sowie in der „Biologie als selbständige Grundwissenschaft“ niedergelegt, Abhandlungen, die auch in diesen Blättern besprochen und kritisch beleuchtet wurden. Nun hat

er die gewonnenen Resultate spekulativ ergänzt und mehrfach modifiziert und als eine organisch zusammenhängende Lehre zur Darstellung gebracht. Die Arbeit nennt er selbst das vorläufig letzte Glied seiner diesbezüglichen Publikationen. Ich meine das neueste im Herbst v. J. versandte Buch: *Analytische Theorie der organischen Entwicklung*. Dem Andenken Carl Ernst v. Baer's und Albert Wigand's gewidmet, Leipzig, Wilh. Engelmann, 1894, XIV u. 185, 8°, mit 8 Textfiguren. Ein vollständigerer Titel würde lauten: Eine kausal-analytische Theorie der epigenetischen Evolution mit dreifacher Rhythmusharmonie in der Ontogenese.

Der eigentlichen Erörterung möchte ich noch einen sehr zutreffenden Ausspruch des Prager Physikers Mach voraussenden. Es ist eine natürliche Sache — sagt dieser berühmte Theoretiker in seiner letzten Rede¹⁾ —, dass jene Theorien, welche sich ganz ungesucht von selbst, sozusagen instinktiv aufdrängen, am mächtigsten wirken, die Gedanken mit sich fortreißen und die stärkste Selbsterhaltung zeigen. Andererseits kann man auch beobachten, wie sehr dieselben an Kraft verlieren, sobald sie kritisch durchschaut werden. Mach stellt sich die Frage, was eine theoretische Idee eigentlich sei, worauf sie beruhe? Er fragt nach ihrer Herkunft und Leistungsfähigkeit. „Warum scheint sie uns höher zu stehen als die bloße Festhaltung einer Thatsache, einer Beobachtung? Auch hier ist einfach Erinnerung und Vergleichung im Spiel. Nur tritt uns hier aus unserer Erinnerung statt eines einzelnen Zuges von Aehnlichem ein ganzes System von Zügen, eine wohlbekannte Physiognomie entgegen, durch welche die neue Thatsache uns plötzlich zu einer wohlbekannten wird. Ja, die Idee kann mehr bieten, als wir in der neuen Thatsache augenblicklich noch sehen, sie kann dieselbe erweitern und bereichern mit Zügen, welche erst zu suchen wir veranlasst werden und die sich oft wirklich finden (S. 69). Wie gefährlich es andererseits ist, die Dinge von einem vorausbestimmten Standpunkte aus zu betrachten, und wie schwer es dann hält, sich vor Autosuggestion zu bewahren, sehen wir an überaus zahlreichen Beispielen, wo dieselben Thatsachen von zwei verschiedenen Forschern je nach deren vorgefasster Meinung in entgegengesetzter, aber immer einseitiger Weise beschrieben und ausgelegt werden; so z. B. von den Parteigängern des amerikanischen Neo-Lamarckismus oder von den Jüngern der Weismann'schen Metaphysik.

Zu experimentieren begann Driesch im Frühjahr 1891 an der zoologischen Station in Triest, und zwar mit den Eiern des *Echinus microtuberculatus*, worauf er die Experimente mit demselben Seeigel und mit *Sphaerechinus granularis* in der Neapler Station fortsetzte.

1) Ernst Mach, Ueber das Prinzip der Vergleichung in der Physik. Tagblatt der 66. Versammlung deutscher Naturf. und Aerzte in Wien, 1894, Nr. 2, S. 70.

Angeleitet haben ihn dazu wahrscheinlich in erster Linie die Begriffe der Epigenese und der Evolution, somit die Frage, beruhe die Entwicklung eines Organismus aus der Keimzelle auf einer Neubildung von Mannigfaltigkeit, oder sei die Entfaltung der Keimzelle zu einem Organismus auf eine Metamorphose von Mannigfaltigkeit zurückzuführen? Es soll gleichzeitig betont werden, dass Driesch unter Entwicklung nicht nur den Verlauf der embryonalen und postembryonalen Metamorphose versteht, sondern alle Formerscheinungen bis zum Tode des Organismus, also den ganzen physiologischen Lebenslauf in den Begriff der Ontogenese einschließt.

Wir erinnern uns, dass die Entwicklung der Echinodermen, hauptsächlich durch A. Agassiz und Metschnikoff bekannt gemacht, durch subäquale Furchung eingeleitet wird, dass der bewimperte Embryo von kugelliger Gestalt ist, sich allmählich verlängert, mit einem differenzierten Wimperapparate und Mundöffnung versehen wird, und dass speziell bei den Seeigeln bald charakteristische Saumlappen und Wimperepauletten angelegt werden. Driesch wollte den Wert und das gegenseitige Verhältnis der ersten Furchungskugeln eruieren und tötete oder trennte zu dem Behufe die Bestandteile der Eier im 2- und 4-Zellenstadium. Während Fig. 1 das 16-Zellenstadium einer normal verlaufenden Furchung in einer circa 400fachen Vergrößerung nach

Fig. 1.

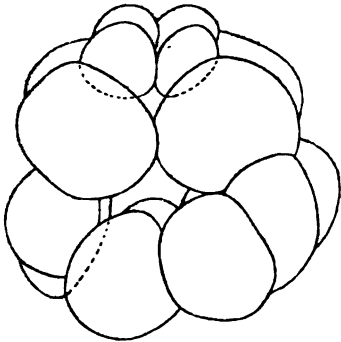


Fig. 2.

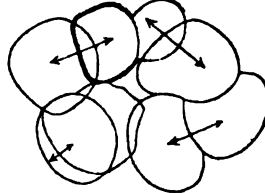
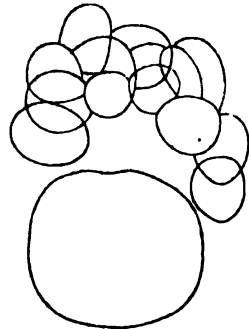


Fig. 3.



Selenka¹⁾ zur Anschauung bringt, stellt Fig. 2 eine Bildung dar, welche durch Trennung der beiden ersten Halbkugeln gewonnen wurde²⁾ und 8 Furchungszellen enthält, also dem normalen 16-Zellen-

1) Selenka, Studien über die Entwicklungsgeschichte der Tiere, II. Wiesbaden 1883.

2) Driesch, Entwicklungs-mechanische Studien, I. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Teil- und Doppelbildungen. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. XXV, 1892, Taf. VII, Fig. 3. — Unsere Fig. 3 ist Kopie der Fig. 6.

stadium entspricht. In der Fig. 3 sehen wir ähnliche Halbbildung in einem bereits vorgeschrittenen Stadium (in der Zeichnung sind nur die von außen sichtbaren Zellgrenzen markiert), wobei die abgetötete Eihälfte mit der Furchungshalbkugel im Zusammenhange geblieben ist. Während nun die Furchung einer Halbkugel in den ersten Entwicklungsetappen einer Halbbildung entspricht, treten in späteren Stufen Vorgänge ein, welche mit einer normalen Ontogenese identisch sind, und erzeugen einen ganzen Embryo, der aber um die Hälfte kleiner ist. In der Fig. 4 wird eine Zwillingsgastrula vorgeführt, aus zwei

Fig. 4.

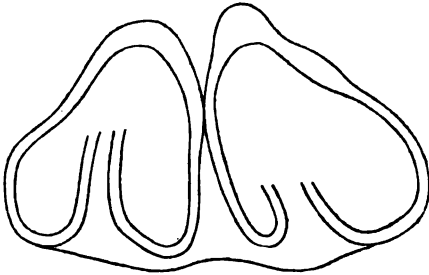
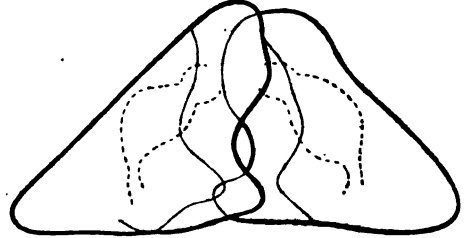


Fig. 5.



Halbkugeln hervorgegangen, die durch Schütteln innerlich von einander getrennt wurden — so dass zwei unabhängige Furchungsprozesse vor sich gingen —, äußerlich aber aneinander haften geblieben sind; in der Fig. 5 dieselbe Bildung, als älterer, normalen Embryonen ähnlicher Zwillingspluteus mit nach innen gerichteten Mundfeldern und nachweisbarer Dreigliederung des Darmes¹⁾. Angesichts dieser interessanten Thatsachen drängte sich begreiflicherweise die Frage auf, wodurch das Umschlagen einer Halfurchung in eine normale Furchung zu erklären wäre, und die Schwierigkeit einer plausiblen Deutung hat dem Experimentator, wie es scheint, den ersten Anlass gegeben, gegen die Mosaiktheorie Roux' Stellung zu nehmen und nach anderen hypothetischen Lösungen zu suchen.

Behufs größerer Uebersichtlichkeit können wir uns das Problem, welches zu lösen ist, in drei Teile zergliedern:

- 1) heißt es zu ermitteln, wie die Entwicklungsanlagen in der Keimzelle verteilt und angeordnet sind, wenn selbst ein Viertelteil des Eies zu einer regelrechten Ontogenese genügt;
- 2) welche Faktoren bethätigen sich an der Auslösung entwicklungsgeschichtlicher Prozesse aus jenen Fähigkeiten oder Anlagen, welche in der Zelle virtuell enthalten sind;
- 3) worin besteht jenes Regulativ, welches die Furchungsvorgänge in eine spezifisch bestimmte Richtungsbahn hineinleitet. Mit anderen Worten: Epigenese oder Evolution?

1) A. a. O. Taf. VII, Fig. 10, 12; Apochr. 16 mm, Oc. 8.

Die Antwort, mit welcher die Theorie von Driesch diese Fragen erledigt, werden wir folgendermaßen formulieren. Im Keime, und zwar in dem Eikerne befindet sich ein Anlagegemisch. Das charakteristische tektonische Element ist nur durch die Eiform ausgedrückt; sonst existiert im Eie keine Konstruktion. Entwicklungsgeschichtliche Vorgänge, welche, gewöhnlich durch eine Befruchtung eingeleitet, während der Entwicklung nach einander ausgelöst werden und in ihre letzten Elemente zerlegbar sind, sind kausal als eine Reihe getrennter Reizwirkungen aufzufassen. Auslösungsursachen bestehen in Induktionsreizen. Der Entwicklungsrhythmus wird durch Zuordnung innerer Fähigkeiten des Furchungsstoffes an Auslösungsursachen einerseits, an einander (unter einzelnen Teilen des Organismus) andererseits, ermöglicht. Ein ontogenetischer Trieb besorgt die individuelle Anpassung, ein phylogenetischer Trieb die allgemeine, vererbte Formumwandlung. Dabei bleibt die Annahme eines Keimplasmas eine erkenntnistheoretische Denknöthwendigkeit. —

Driesch nennt seine Arbeit den Versuch einer ontogenetischen Analyse (S. 176); er will biologische Phänomene bis auf ihre ursprünglichen Bestandteile zerlegen und den Kausalnexus unter den gefundenen Faktoren ermitteln; er will demnach der Sache bis auf den Grund gehen, insoweit es im Rahmen phänomenalistischer Impressionen überhaupt möglich ist. Sein philosophisches Credo kennen wir schon aus seinen früheren, oben erwähnten theoretischen Abhandlungen. Als Kantianer betrachtet er Kraft, Stoff und Form für empirisch Letztes; neben der Kausalität gesteht er auch der Teleologie Existenzrechte zu, insofern beide subjektive Urteilsformen und beide gleichwertig sind. Empirische Data sind für ihn kausallos, unbegreiflich. Die Kausalität bezieht er nur auf die Veränderungen, die sich innerhalb jener Data abspielen¹⁾. Aehnlich, wie es sich Nägeli gewünscht hat, will auch Driesch die Lehre vom belebten Stoffe zu einer selbständigen Wissenschaft erheben, welche ihren Platz neben der Physik behaupten würde: diese sei eine Lehre von Energie und Bewegung in quantitativer Hinsicht, jene — als Tektonik, als Lehre vom geordnet gerichteten Werden, befasse sich mit demselben Gegenstande in qualitativer Hinsicht. Ich erinnere hier an die berühmte Definition der allgemeinen Mechanik, die einst Kirchhoff gegeben: sie sei jene Wissenschaft, welche alle in der Natur vor sich gehenden Bewegungen zu beschreiben hat. Dem zufolge soll sich ein biologisches Wesen nur in jenen Fällen mit physikalischen Erscheinungen decken, wo es sich um Oberflächenspannung, Gravitation, Gleichgewichtsgesetze u. dgl. handelt; so hat unter anderen Dreyer in seiner geistreichen, doch nicht einwandfreien Arbeit „Ziele und Wege der biologischen Forschung“ ein

1) Vergl. damit die philosophischen Begriffe der Kontaktskausalität, der Konkomitanz, der Zuordnung.

Beispiel geboten, wie viel man in der Morphologie der Radiolarien durch die Gesetze der Mechanik der Flüssigkeiten zu erklären vermag. Vitale physikalische und vitale psychische Prozesse sind von der anorganischen Physikochemie nicht verschieden. Eine solche Voraussetzung steht nicht im Widerspruche mit der selbständigen Rolle, welche Driesch der Biologie zugestanden haben will. Beide erörtern den Gegenstand ein und derselben Oberdisziplin; doch tritt hier noch ein neues, der reinen Mechanik unbekanntes Element hinzu — die Form. Schon die Mitgegenwart zweier stofflichen Elemente bildet etwas Formales, Geordnetes, insofern man unter der Form lediglich das Zusammensein von Mannigfaltigem (in einem gegebenen Raume) versteht. In der Form besteht in der That das Kriterium, wodurch das Belebte im Vergleiche mit den Anorganen determiniert ist. Neben physikalischen und chemischen Energien ist hier auch qualitative und in der Quantität der Qualitäten variierende Zusammensetzung zu berücksichtigen, welche eine bei den Anorganen anzutreffende „Zufälligkeit“ ausschließt.

Es fallen sodann die Schranken zwischen jenen beiden Wissensfeldern, beide Gebiete lösen sich in Mechanik auf, doch unterscheidet Driesch in der letzteren zwei Unterabteilungen: neben der physikalischen Mechanik eine andere, die ich hier trotz seines Bedenkens als Entwicklungsmechanik bezeichnen möchte. Interessant ist ferner, dass unser Autor die Descendenztheorie schlechtweg als die hypothetische Annahme formuliert, dass nämlich die organischen Formen sich entweder durch innere Kräfte in andere umwandeln oder durch äußere Kräfte (= Ursachen) umgewandelt werden können¹⁾.

Die systematische Embryologie beschreibt zeitliche Anordnung bekannter ontogenetischer Vorgänge, welche bei verschiedenen Tiergruppen eine verschiedenartige ist, während die ontogenetischen Vorgänge an sich die gleichen bleiben. Es dürfte dabei einleuchten, dass man zuerst die Gründe kennen muss, warum gerade diese und nicht andere Vorgänge sich auslösen, wobei sich wieder die Notwendigkeit einstellt, die Vorgänge selbst in ihre elementaren Bestandteile, also in mechanische, jedoch morphologisch bestimmte Prozesse zu zerlegen. Eine ontogenetische Kausal-Analyse hat sich also zuerst mit morphogenen Elementarvorgängen zu befassen. Von diesen kennt Driesch zweierlei Arten; die einen sind physikalischer, die anderen chemischer Natur. Dabei sagt er (S. 43), dass der Effekt jeder elementaren ontogenetischen Auslösung ein chemischer ist, welcher physikalische und somit morphologische Folgen hat — wie z. B. das Wachstum. Das letztere beruht eben auf Assimilation, auf Neubildung organischer Verbindungen und passt gänzlich in den Rahmen chemischer Synthese.

1) Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Eine kritische Studie. Leipzig 1893, § 5, S. 26.

Außer dieser Art von Wachstum, die man als aktives Wachstum bezeichnen kann, gibt es ein anderes, rein passives, welches auf physikalische Gesetze zurückzuführen ist; ein Seeigel z. B. wächst in einer gewissen Entwicklungsepoche nur infolge stetiger Aufnahme von Wasser¹⁾. Viele Wachstumserscheinungen lassen sich nach His als Folgen mechanischer Massenkorelation, andere als Beispiele der Kapillarität (als der Molekularwirkung zwischen festen und flüssigen Substanzen) auffassen. Rauber schließt übrigens in den Begriff des Wachstums mehrere Erscheinungen ein, welche der gewöhnlichen Bedeutung dieses Wortes kaum entsprechen, wie z. B. die Zellwanderung (als fugitives Wachstum). Nach Driesch müssen auch alle Prozesse der Zellensekretion hierher gezählt werden.

Einer höheren Stufe der Erörterung gehört unseres Erachtens die Analyse der Ursachen an, durch welche verschiedene morphogene Elementarvorgänge herbeigeführt werden. Wahrscheinlich sind diese Ursachen im Zellkerne enthalten, welcher zweifellos den bei weitem wichtigsten Teil der Zelle ausmacht²⁾. Was ihre „Anordnung“ in dem Kerne selbst anbelangt, so ist eine vollkommen gleichmäßige Verteilung anzunehmen, wenn sich selbst ein Viertel der Keimzelle zu einem ganzen Organismus entwickeln kann; jedem Teile des Eies bleibt die ganze Entwicklungsfähigkeit erhalten. Ähnlich wie die Vorgänge, welche einzuleiten der Kern im Stande ist, heterogene Doppelnatur besitzen, schreibt Driesch auch ihnen zweierlei Ursachen zu. Einmal sind sie Wirkungen (entfesselte Spannkkräfte) der Position, ein anderes Mal der Induktion. Die ersteren resultieren aus den starren Beziehungen des Ganzen: mit der Lage wechselt auch das Schicksal der Zelle. Die Position der Zellen in einem Pflanzenblatte bringt es mit sich, dass sich die nach oben (resp. nach außen) gekehrte Seite in einer anderen Weise differenzieren muss als die untere. Und gerade so, wie bei den Elementarvorgängen in der Zelle jede, auch physikalische Auslösung einen chemischen Effekt nach sich zieht, lassen sich auch hier verschiedene Positionswirkungen in letzter Instanz in Induktionswirkungen auflösen, welche entweder aus dem Kerne selbst, oder aus der Umgebung des Kernes resultieren — z. B. zur Asymmetrie desselben Blattes Anlass geben. Dieses ist sogar notwendig, um den Einfluss der Position wirklich kausal zu analysieren.

Es gibt äußere und innere Induktionen, unter den letzteren physikalische und chemische. Als Beispiel einer äußeren Induktion werden jene Vorgänge im Eie angeführt, deren Ursache in Gravitationsgesetzen zu suchen ist. Zu den inneren Induktionen physikalischer Natur ge-

1) Ich möchte eine solche osmotische Vergrößerung des Volums überhaupt nicht als Wachstum auffassen.

2) Vergl. Oscar Hertwig, Zeit- und Streitfragen der Biologie, I. Präformation oder Epigenese? Jena 1894. S. 139. Anm. 6.

hört die Zug- und Druckinduktion (Spannungsdifferenzen im Umfange eines Organs), Berührungsinduktion (Arme eines Pluteus) und die Masseninduktion. Diese Masseninduktion, welche auf die verschiedenen, in der Keimzelle enthaltenen Substanzen Bezug nimmt, kommt vornehmlich in der ersten Periode der Ontogenese zur Geltung; so genügt z. B. die bloße Polarität des Eies (ein sehr fruchtbarer Gedanke) zur Auslösung auf diese Ursache beziehbarer Wirkungen. Sehr oft kann man finden, dass bei scheinbar gleichen Verhältnissen die Masseninduktion verschieden gestaltete Wirkungen auslöst. Diese Thatsache lässt sich dadurch erklären, dass die innere, qualitative Veranlagung zweier Keime mit scheinbar gleichen Induktionen eine verschiedene ist, was nicht mehr die Ontogenie, sondern die Systematik erörtert. Es wird auch der sogenannten chemotropischen Wirkung Erwähnung gethan, welche nach Loeb¹⁾ Bewegungsrichtungen gewisser Teile bestimmt und sich gewissermaßen als eine Anziehungskraft offenbart, die von einer bestimmten Stelle im Organismus auf eine andere wirkt und in dem Momente, da sich die beiden Stellen berührt haben in die physikalische Berührungsinduktion umschlägt. In dieser Weise wird die zweite Aufgabe der Analysis erledigt.

Darauf folgt die dritte und wichtigste Stufe, die Analyse der zeitlichen Ordnung, der Nacheinanderfolge entwicklungsgeschichtlicher Prozesse. Die Art, wie sie Driesch durchführt, bildet denn auch den Kern seiner Analyse und ist für die ganze Theorie von aussagender Bedeutung.

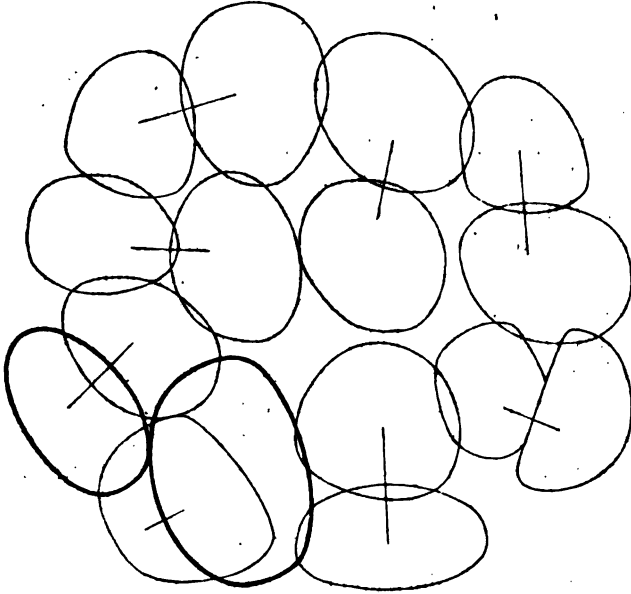
Die Frage wird im Schema der Annahme gelöst, dass jede einzelne Periode in der Entwicklung Ursachen für die nächstfolgende mit sich bringt, in gewissem Sinne das Kommando vorbereitet, indem die zu seiner Auslösung nötigen Ursachen früher nicht vorhanden waren. In enger Anlehnung an die beiden vorherigen Teile der Analyse wird zugleich vorausgesetzt, dass ein jeder morphogener Elementarvorgang ein fest bestimmtes Zeitquantum beansprucht und dass das Endprodukt selbstverständlich überall und immer gleich ist. Die erste Ursache, welche eigentlich vor die Ontogenese zu liegen kommt, besteht in der Regel in der Befruchtung. Durch die Befruchtung wird erst die Furchung „ausgelöst“.

Die ersten Teilungserscheinungen, das Einsetzen von Furchungsrichtungen (O. Hertwig), werden für Vorgänge angesehen, welche der morphologischen Spezifikation der Entwicklung noch fern liegen. In der Phase der Blastulabildung werden Elementarvorgänge eingeleitet, welche das Zustandekommen primärer Organe, wie des Mesenchyms oder der Wimpern erwirken und deshalb primäre genannt werden. Bis zu diesem Zeitpunkte gab es noch keinen Grund, dass

1) Vergl. in C. O. Whitmann's, Journal of Morphologie, Boston, VIII. Bd., Coloration of Animals.

sich die einzelnen Furchungszellen qualitativ verändern sollten. Sie könnten ihre Lage mit einander vertauschen, ohne dass darunter der künftige Verlauf der Entwicklung zu leiden hätte. Experimentell wurde diese Annahme an Seeigeleiern bestätigt, welche während der Furchung einem starken Drucke ausgesetzt wurden (durch Belastung mit der Decklamelle). Die Eier konnten sich nicht kuglig entwickeln sondern entarteten in Platten aus Furchungskugeln, indem sämtliche Kernspindeln genötigt waren sich horizontal zu richten. Fig. 6 stellt

Fig. 6.



eine Sechzehnzellenplatte vor, an welcher sich nur zwei Kugeln in vertikaler Richtung abgeschnürt haben¹⁾. Nach Aufhebung des Druckes schlägt nämlich die Furchung sofort die vertikale Richtung ein, es entstehen zwei übereinandergelagerte Platten (Zweiunddreißigzellenstadium), die allmählich in eine linsenförmige Blastula übergehen und sich nachher zu einem regelrechten Pluteus entwickeln können, wenn nur die Eimembran unverletzt geblieben ist. Die Furchungskugeln haben aber nach einer so durchgreifenden Verlagerung ganz andere Positionen in der Blastula angenommen, so dass sich z. B. die Zelle A

1) Entwickl.-mech. Studien, IV. Experimentelle Veränderung des Typus der Furchung und ihre Folgen. Wirkungen von Wärmezufuhr und Druck. Taf. II, Fig. 63 (D.* Oc. 4).

Vergl. darüber: F. Braem, Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Entwickl.-mech. Studien von Hans Driesch. Biol. Centralblatt, Bd. XIII, 1893 und Hertwig a. a. O.

in das primäre Organ *B* ausbilden wird, während sie sich sonst, ihrer Lage gemäß, in das Organ *A* ausgebildet hätte. Durch Analogisierung dieses Sachverhaltes wird in betreff der primären Organe ebenfalls angenommen, dass alle ein solches Organ zusammensetzenden Zellen gleichwertig sind und den Platz mit einander vertauschen könnten — das ganze Organ wird ja doch durch einen Elementarprozess geschaffen. Sind einmal ursprüngliche Organe vorhanden, dann können sich aus demselben sekundäre (Cölomsäcke), tertiäre etc. Organe durch stetige Auslösung neuer Prozesse entwickeln, bis es endlich zur Ausbildung ultimärer Organe kommt, welche sich in ihrem Chemismus nicht mehr verändern und bis zum Tode des Tieres bestehen.

Jede Furchungskugel besitzt die Fähigkeit, auf gewisse Auslösungsursachen zu antworten; diese Fähigkeit wird prospektive Potenz der Zelle genannt. Prospektive Potenz kommt natürlich nicht in allen Zellen zum Ausdruck. So unterscheidet Driesch zwischen positiv und negativ bestimmten Organen. Diejenigen Zellen einer jungen Blastula, die durch Invagination in das Entoderm verwandelt werden, sind positiv bestimmt im Verhältnis zu den übrigen negativ bestimmten Blastulazellen, welche als Ektoderm persistieren und deren Prospektivität latent bleibt¹⁾. Desgleichen sind Teile eines Organs, aus denen sich ein neues Organ entwickelt, positiv bestimmt, wenn man sie mit dem negativen Reste des Mutterorgans vergleicht. „Die prospektive Potenz jeder Furchungszelle — lesen wir auf S. 78 — ist gleich *T*, wenn *T* die Summe der gesamten latenten morphogenen Energie des Keimes darstellt. Die prospektive Potenz *a* eines bestimmten primären Organs *A* ist

$$A = T - x,$$

wo *x* die Summe aller derjenigen Anlagen, welche in den übrigen Organen latent sind, darstellt“. Es dürfte daher einleuchten, dass ein Organ schon durch die Thatsache, dass es in Existenz tritt, einen Teil von der ihm innewohnenden Potenz einbüßt, denjenigen nämlich, der zu der Auslösung der nötigen morphogenen Vorgänge verbraucht wurde, dass also seine Zellen an potentieller Energie ärmer sind als das Muttergewebe, beschränkter durch und für das ablaufende Geschehen. In je späterer Phase der embryonalen oder postembryonalen Entwicklung ein Organ angelegt wird, desto ärmer wird es an prospektiver Potenz und ultimäre Organe besitzen überhaupt keine.

Durch die Annahme, dass das Zellenplasma für Reize, die von außen kommen, empfänglich ist und der Kern auf diese Reize ant-

1) Am Schlusse der Erörterung werden wir sehen, dass auch ein Ektoderm positiv bestimmt sein kann.

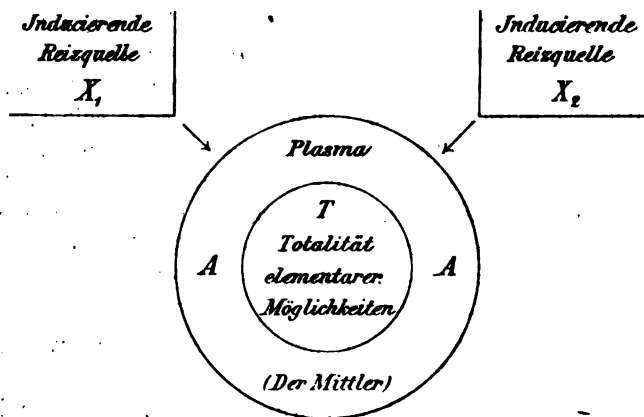
wortet — nach Analogie der Sinnesorgane und des Gehirnes, gelangt man zu dem Begriffe einer Perzeptions- und einer Aktionszone, und zwar sind diese Begriffe nötig zur Erklärung des scheinbaren Paradoxes, dass nicht alle Zellen auf alle Reizursachen antworten, während doch die Totalität der Fähigkeiten ihnen allen in dem Kerne erhalten bleibt. Die immer mehr spezifizierte Plasmanatur der Zelle wird in ihrer Empfänglichkeit für Reize immer beschränkter. Ein Elementarprozess ist nicht nur Ursache für Folgendes: „kraft seiner Spezifität ist er auch zugleich spezifische Empfangsstation für das Zukünftige“ (S. 82). Die Zellen eines Elementarorganes „besitzen gleichzeitig eine mannigfache, auslösbare, wenn schon immerhin im Verhältnis zum Ganzen beschränkte Prospektivität“ (S. 83). Von der Lage hängt es demnach ab, auf welchen von mehreren möglichen Reizen eine Zelle antwortet. Schon in den allerersten Phasen der Furchung ist die chemische Natur des Zellenplasmas so geartet, dass nur gewisse Reize mit Auslösung entsprechender Prozesse, beziehungsweise mit Bildung gewisser Organe beantwortet werden. Oscar Hertwig, welcher gegen alle krassen Evolutionsprinzipien — „Entschachtelungstheorien“ möchte ich sagen — Stellung genommen, macht darauf aufmerksam¹⁾, dass die ersten Furchungskugeln als selbständige Organismen aufzufassen sind, die durch gegenseitige Beziehungen sehr große Mannigfaltigkeit zu erzeugen vermögen und in einen sehr komplizierten Organismus resultieren können, ohne dass das Ei selbst, ein völlig isolierter Organismus, etwas Kompliziertes in seinem Baue besäße. Indem nun eine Kompliziertheit des Eies für die Ontogenie kein logisches Prius bedeutet und sonst, abgesehen von der notwendigen metaphysischen Voraussetzung der unendlichen Teilbarkeit der Materie, wenig Wahrscheinlichkeit bietet, müssen wir der Theorie von Driesch darin beistimmen, dass sie in Bezug auf die Formentstehung epigenetisch ist. Das Ei ist eine formal gegebene Maschine, welche Neues, Kompliziertes leistet.

Bezüglich der Art und Weise, wie sich die Aktions- und Perzeptionszonen einander gegenüber verhalten, wird wieder eine neue Annahme gemacht, und zwar, dass die „Antwort“ des Kernes auf den Reiz, worum es sich hier eben handelt, in Form einer fermentativen Beeinflussung des Zellplasmas zustande kommt, so dass sich die chemische Zusammensetzung des letzteren verändert, also dass infolge dessen auch die Fähigkeit des Reagierens auf Reizursachen eine andere wird und der Zellkern, welcher dabei immer unbeanstandet bleibt (und bleiben muss!), auf andere Reize zu antworten haben wird, als wie zuvor. Zu der Fermentfiktion haben Driesch mehrere Gründe sachlicher und methodischer Natur verleiht. Bei Hugo de Vries spaltet der Kern Stoffe ab, jedenfalls in

1) A. a. O. S. 85 u. a.

einer Weise, dass dadurch die Totalität seiner Anlagen keinen Schaden erleidet. Diese Annahme scheint weniger natürlich und ist schwer vorstellbar, weil eine Abspaltung auf chemischem Wege undenkbar wäre. Strasburger lässt den Kern dynamisch auf das Zellplasma zurückwirken; da es nun schon in dem Begriffe einer dynamischen Wirkungsweise liegt, dass man sich darunter alles und nichts denken kann, ist eine andere Annahme, z. B. einer fermentativen Wirkung allerdings vorzuziehen. Auf die Natur jener durch die Aktion des Kernes im Zellkörper erzeugten Fermente wird nicht eingegangen; ebenso wird kein Aufschluss darüber erteilt, wie viele fermentative Plasmastoffe im Verlauf ontogenetischer Prozesse anzunehmen sind. Es kann sein, dass ihre Zahl der Zahl systematisch unterscheidbarer Arten morphogener Vorgänge entspricht; mag sein, dass sie sich nach der Zellenzahl richtet. Die ganze Idee der Reaktion des Kernes und mittelbar des Plasmas auf Reize, wodurch morphogene Prozesse ausgelöst werden und die Entwicklung des Organismus fortschreitet, ist ein wahres Kabinettstück geistreicher Gedankenarbeit.

Schematische Figur.



Zellkern und Zellplasma stellen zwei Pole vor, welche abwechselnd aktiv und perzipierend wirken; denn nach Analogie des psychischen Lebens, welches sich in zentripetale und zentrifugale Bewegungsrichtungen auflösen lässt, spielt hier das Plasma zuerst die Rolle eines Mittlers, welcher das Vorhandensein des Reizes dem Kerne mitteilt, dann aber ist es für einen neuen Reiz, die vom Kerne ausgehende Antwort nämlich, empfänglich und ändert — unter, nehmen wir an, fermentativen Erscheinungen — seinen Chemismus. Im vorliegenden Schema einer Zelle bedeutet A den plasmatischen Mittler, in dessen Mitte sich das T, der Kern als Totalität elementarer Möglichkeiten befindet, während zwei induzierende Reizquellen mit X₁ u. X₂ bezeichnet

sind. Zuerst tritt die Reizquelle X_1 in Wirkung. Das Plasma A befindet sich gerade in einem Zustande, in welchem es für Reize dieser Qualität empfänglich ist und durch X_1 affiziert wird. Diese Thatsache kommt natürlicherweise durch eine gewisse Veränderung des inneren Zustandes zum Ausdruck; somit haben wir nicht mehr das Plasma A , sondern ein modifiziertes Plasma A' vor uns. Da der Kern für die Mitteilungen des Mittlers empfänglich ist, wird er ebenfalls in einen anderen (neuen) Zustand versetzt, T' (Driesch sagt genauer, dass das T nur partiell zu T' aktiviert wird). T' reagiert seinerseits auf das zweifach fungierende Zellenplasma und verursacht eine fermentative Veränderung des A' in A'' . Wir können annehmen, dass die induzierende Reizquelle X_1 weiter wirkt: doch wird sie das Plasma nicht mehr affizieren können, weil sich ja die Beschaffenheit des letzteren bereits verändert hat und nunmehr keine Fähigkeit besitzt, auf solche Reize zu antworten. Sie kann aber befähigt sein, auf einen Reiz X_2 zu reagieren, welcher vielleicht schon früher, doch resultatlos, auf die Zelle wirkte. In diesem Schema spielen sich die Prozesse weiter ab. Durch X_2 wird A'' zu A''' , infolge dessen wird T' zu T'' aktiviert, wirkt wieder auf A''' zurück, und dieser Kreislauf dauert solange, bis es zur Ausbildung ultimärer, aller prospektiven Potenz entbehrender Organe kommt, deren Zellen auf keine, morphogene Prozesse auslösenden Reizquellen mehr zu antworten vermögen. Freilich ist es der Fall nur bei sogenannten „geschlossenen“ Formen, wo der Effekt der letzten Auslösungen zuerst im Aehnlichkeitswachstume besteht, nachträglich das Bestehen der Organe während des Lebenslaufes veranlasst. Es gibt selbst unter den Tieren Formen, deren Teile „aus einander, nicht nach einander“ (S. 107) entstehen, wie z. B. alle diejenigen, bei denen man Stückerbildung beobachtet. Eine Auslösung folgt dabei auf die andere, und die Auslösfaktoren bleiben immer dieselben; prospektive Potenz beteiligter Zellen muss demnach im gewissen Sinne unerschöpflich sein¹⁾. Bei geschlossenen tierischen Formen gehen primäre Organe zu Grunde, sobald sich Teile einer späteren Entwicklungsphase ausbilden sollen. Dem gegenüber können bei Formen, die man passend „offene“ genannt hat, Seitenäste u. dergl. zu einer Zeit entstehen, wo das Wachstum am vegetativen Pole des Organismus ohne Unterbrechung fortdauert. Solchen Formen begegnen wir z. B. bei Hydroidpolypen und bei sehr vielen Pflanzen.

Obige Analysen führen zur Frage nach Ursachen, welche einerseits in den Zellen eines Organs eine unerschütterliche Zuordnung der herantretenden Reizfaktoren an prospektive Fähigkeiten des Kernes

1) Dies hängt mit dem Probleme der Lebenslänge der Formen eng zusammen, worauf ich in meinem Vortrage über die „Biologie im Lichte phänomenalistischer Metaphysik“ hinweise.

herbeiführen, andererseits die Zusammensetzung ganzer Organe aus unabhängigen Teilen erwirken und endlich das zweckmäßige Zusammenwirken der Organe untereinander veranlassen. Driesch erledigt diese Frage damit, dass er das Vorhandensein dieses dreifachen, in seinen Qualitäten aus dem vorherigen Satze ohne weiters verständlichen Rhythmus konstatiert und demgemäß zwischen einer Kausal-, Kompositions- und Funktional-Harmonie unterscheidet. Diese drei Begriffe sind allenfalls logische Postulate.

Ist dies ein weiteres, tiefer greifendes Glied der Analyse? Gewiss nicht. Ebenso wenig eine Erklärung. Ueber das Prinzip des Erklärens spricht sich unser Autor zufälligerweise selbst aus, indem er seiner Unzufriedenheit mit der zeitgenössischen biologischen Schriftstellerei Ausdruck gibt. „Da wir wissen — heißt es auf S. 119 —, dass eben diese Litteratur eine große Vorliebe für Unbestimmtheiten und Nebelhaftigkeiten besitzt, so wird es uns gegen das Wort selbst („Erklären“) misstrauisch machen. Dass unsere Biologen, wenn sie etwas erklären, dasselbe dadurch klar machen, wird man nicht behaupten wollen; sie denken meist an Angabe der Ursachen eines Vorganges, wenn sie von Erklären reden, und übersehen dabei stets das, wofür sich keine Ursache nennen lässt“. Driesch ist ein Teleologe; gewiss kein *πρωτον ψευδος* für seine Lehre. Zweimal im Laufe der gegenwärtigen Arbeit und, soviel ich mich zu erinnern vermag, in einer früheren Publikation zitiert er den bekannten Ausspruch des Marburger Botanikers, dem er seine Theorie verehrt, organische Entwicklung sei ein in lauter Rätseln einherschreitendes, kausales Gesetz (?), und macht diese Ueberzeugung zu der seinigen. Die Kausalanalyse allein kann hier zu keinem Endresultate führen. . . Dass die ontogenetische Analysis, speziell die seinige, nur Stückwerk liefert, ist bittere Wahrheit; dass sich das Warum jener mannigfaltigen, durch annähernd bestimmbare Reizursachen auszulösenden Prozesse in der Morphogenie niemals angeben und empirisch konstatieren lässt, kann man leider ebenfalls nicht bestreiten. Beruht aber diese Schwierigkeit nicht auf einem Missverständnisse erkenntnistheoretischer Natur? Ließe sich das Peinliche jenes Unvermögens durch Wahl eines mehr zeitgemäßen philosophischen Standpunktes, als desjenigen eines Kant, nicht abschwächen? Indessen mag es hier bei dieser bloßen Andeutung sein Bewenden haben.

Mechanistische und teleologische Weltanschauung lässt sich tatsächlich nicht besser charakterisieren, als durch Vergegenwärtigung eines Geschehens, welches einmal bergauf, das andere Mal bergab betrachtet und dem entsprechend geschildert wird. Dieselbe Einrichtung, welche der eine Beobachter als Zweckmäßigkeit beschreibt, bedeutet für den anderen nichts weiter als Wirkung voranstehender Momente. Beide werden richtig sehen und Richtiges beschreiben; in

beiden Fällen handelt es sich um denselben Gegenstand, nur die Standpunkte sind entgegengesetzt. Es ist daher harmlose Geschmackssache, über das weiße Kleid in Entzücken zu geraten, welches eine Feldlilie anhat; unerlaubt wäre nur, jene Gegensätze nicht auseinanderzuhalten und die unbestreitbare Existenz „des Zweckmäßigen kausal erklären“ zu wollen. Die Teleologie betrachtet den inneren Trieb, die Analyse die waltenden Kräfte; die Physiologie verfolgt verschiedene, sämtlich auf chemische und physikalische Bewegungen zurückführbare Prozesse, die sich im Rahmen einer zweckmäßig struierten Struktur dank dieser zweckmäßigen Einrichtung abspielen können; aber die Behauptung, welche Driesch gegen das Ende seiner Ausführungen ausspricht, durch teleologische Betrachtungen ließe sich irgend etwas verstehen, ist logisch falsch. Wo mehrere Kausalreihen denselben Verlauf nehmen und dasselbe ergeben, dort kann man nach Driesch nicht von Zufall, sondern von Zweck reden. Es mag dies seine Begründung haben, und es leuchtet ein, dass morphogene Prozesse nur deshalb vor sich gehen, um aus dem umgebenden Naturall gewisse tierische Formen hervorzuzaubern: der fertige, forzeugungsfähige Organismus ist der Zweck der Entwicklung. Nur trifft die Behauptung nicht zu, als ob wir zur Bewahrung dieses Standpunktes durch die Thatsache der Existenz einer Harmonie in der Beschaffenheit aller Bestandteile eines Wesens gezwungen wären. Das teleologische Prinzip tritt ja doch schon im Momente des Hinzuziehens jener Harmonie in seine Rechte! Wir sind dagegen mit der Analyse vollkommen einverstanden, wo sie gegen die ziemlich verbreitete Lehre vom Zufall in der Biologie Stellung nimmt. „Gerade, als wenn man sich das Parthenon durch geologische Erscheinungen entstanden denken würde — Driesch nimmt Bezug auf ein Wigand'sches Beispiel — oder die Dampfmaschine gelegentlich einer absichtslosen Spielerei von kleinen Kindern“ (Seite 135). Elemente der Zeichnung in den Schuppen eines Reptils oder die Farbensymphonie eines Schmetterlingsflügels sind gewiss kein Resultat eines zufälligen Zusammentretens physisch-chemischer Faktoren, wie es z. B. die Lage der zahlreichen Eilande im Pacific oder den Bau der Alpenkette hervorgerufen hatte; auch verteilen sich die Organismen auf der Erdoberfläche nicht so „zufällig“, wie sich die Wolken am Himmel gruppieren. Es darf dabei nicht vergessen werden, dass der Begriff des Zufalls auch weiter analysiert werden kann und dass obige Ausführungen nur in Bezug auf die vulgäre Bedeutung des Zufalls ihre Gültigkeit behalten. So ist Driesch der Ansicht, dass es ganz absurd wäre, z. B. bei der geognostischen Konfiguration einer Gebirgskette von Finalität sprechen zu wollen, während dies unter gewissen Voraussetzungen philosophischer Ontologie in logischer Hinsicht durchaus nicht unmöglich wäre. Bleibt man bei der gewöhnlichen Vorstellung der Zufälligkeit stehen, — und nur eine solche pflegt den Descendenz-

theoretikern geläufig zu sein — dann muss man den Zufall wirklich auf äußere Faktoren beschränken, die in lebenden Organismen Umwandlungen veranlassen, welche die nicht näher analysierbare, „hinzunehmende“ Eigenschaft haben, die Organismen auch dem geänderten Milieu gegenüber lebensfähig zu machen, d. i. anzupassen, wie man es bei sogenannten Standesortvarietäten von Pflanzen am prägnantesten beobachten kann. Die Behauptung, das leitende Element in der phylogenetischen Formenentwicklung sei — der Zufall, zerfällt bei kritischer Untersuchung in ein Nichts. Es hat schon Trendelenburg gesagt, dass der Zufall für die Wissenschaft ebenso rechtlos ist, wie das Begrifflose.

Während sich der behandelte II. Teil der Arbeit in ziemlich überflüssiger Beweisführung ergeht, man stoße bei phylogenetischer Analysis überall auf Rätsel und wäre dadurch zur Annahme der Finalität, einer aus dem Anpassungsvermögen und der Funktionalharmonie resultierenden Zweckmäßigkeit nicht verleitet, sondern gezwungen, enthält er einen neuen, meines Erachtens sehr dankenswerten und fruchtbaren Gedanken, auf den ich besonderen Nachdruck legen möchte; man müsse in der Phylogenie zweierlei Momente unterscheiden und konsequent auseinanderhalten: die *Formentstehung* und die *Formumwandlung*. Beide Begriffe werden nur zu häufig zusammengeworfen. Ehe Driesch darauf zu sprechen kommt, erörtert er das Verhältnis der allgemeinen Entwicklungsgeschichte zu der speziellen, mit anderen Worten, der Ontogenie zur Systematik. Jene interessiert sich nur für den allgemeinen Vorgang; sie sucht nach dem kausalen, stofflichen und mechanischen Schema, wie die Entwicklung einer Blastula zu einem komplizierten Mechanismus vor sich geht, wie isolierte Blastomeren in ganze Tiere resultieren können; dabei bleibt es sich gleich, ob die resultierende Maschine Vertebrat oder Spongie heißt. Sie verfolgt die Entfaltung von Anlagen — wobei ihr die Art der Entfaltung unbegreiflich bleiben muss, und hat die Effekte jener Entfaltung zu definieren, in zeitlicher, örtlicher und qualitativer Hinsicht. Alles, was sie sucht, bezieht sich auf die Formentstehung als solche. Nicht so die Phylogenie, d. h. die Systematik. Für Ontogenie existieren nur die Kategorien der Relation; für Phylogenie dagegen nur die Kategorien der Disjunktion. Diese interessiert sich für Formen, für den faktischen, nicht theoretischen Effekt. Es sind verschiedene Formen da, welche im descendentalen Sinne aus einander entstanden sind, und zwar infolge allmählicher Umwandlungen in den speziellen Ontogenesen, sei es durch Modifikation elementarer Vorgänge; aus denen sie bestehen, sei es durch Hinzutreten neuer morphogener Prozesse. Systematische Entwicklungsgeschichte untersucht Formen in ihrem spezifischen Baue, ihren Anlagen u. dergl., ohne zu wissen, warum die allgemeine Phylogenie gerade diesen und nicht einen sehr leicht

denkbaren anderen Verlauf auf unserer Erde genommen hat. Sie weiß z. B. nicht, warum sich ganz ähnliche Eier einmal in eine Annelide, das zweite Mal in einen dendrocölen Strudelwurm, z. B. in einen digonoporen Turbellar, ein drittes Mal in einen Gastropoden unter Wachstum verwandeln, sie kann nur die Thatsachen bestätigen. Durch die oben ausgeführte logische Verschiedenheit wird der zweite Moment der Formumwandlung festgehalten. Mit der dreifachen Zuordnung (Harmonie) der organischen Bestandteile ist der Inhalt des im Kerne versteckten Anlagengemisches noch nicht erschöpft: der Organismus hat ja noch die Fähigkeit (zweckmäßiger) tektonischer Umwandlung. Entweder wird dabei die Qualität gewisser Vorgänge modifiziert, oder der Termin gewisser Auslösungen wird verschoben oder die Zeitdauer eines ausgelösten vergrößert; jedenfalls kann die prospektive Potenz der Zellkerne einer Umwandlung unterzogen werden, so dass die Zellen nach und nach auf neue Reizursachen durch Fermentation ihres Chemismus oder auf bisjetzige Reize durch eine andere Fermentation zu antworten beginnen. Diese Fähigkeit (in mancher Hinsicht — Anpassungsfähigkeit) ist ein neues Element, wird aber nicht weiter analysiert, nur konstatiert und „Bildungstrieb“ genannt.

Fig. 7.

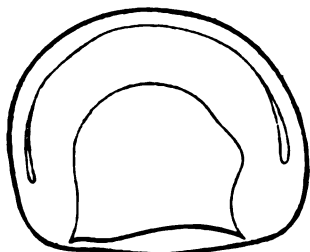


Fig. 8.

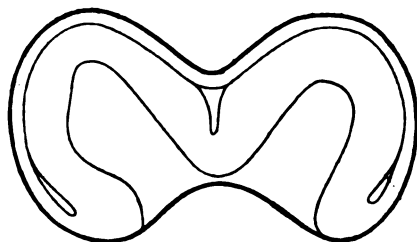


Fig. 9.

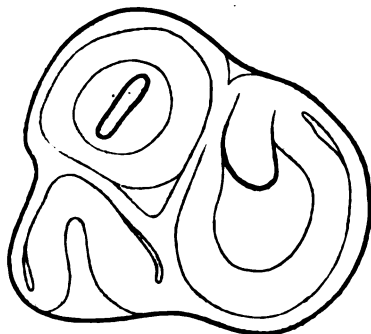
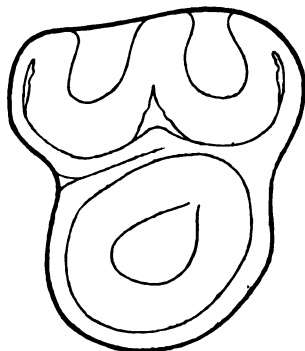


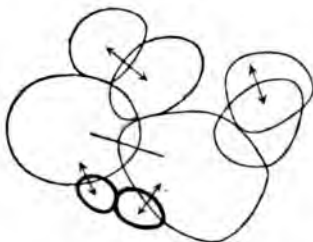
Fig. 10.



Zu den Versuchen, welche Driesch zu seiner nunmehrigen Theorie angeleitet haben, gehören neben seinen eigenen Experimenten mit Sec-

igeln und den Erfahrungen Morgan's an Fischen, vor allem die berühmten, letzthin auch von Oscar Hertwig gewürdigten Versuche Wilson's mit *Amphioxus*. Bei *Amphioxus* entsteht durch totale Furchung eine Blastosphära, welche durch Einstülpung zu einer bewimperten Gastrula wird, wonach es bald durch seitliche Faltungen des Entoderms zur Anlage eines Mesoderms, sowie zur Urwirbelgliederung und zur Anlage eines Nervenrohres kommt. Wilson experimentierte mit *Amphioxus*, einem total verschiedenen Organismus, in analoger Weise, wie es bei Driesch mit Echinodermen der Fall gewesen. Er isolierte die ersten Furchungskugeln, und es gelang ihm aus Bruchstücken ganze, nur entsprechend kleinere Larven zu treiben, wie sie auf der letzten Tafel seiner lesenswerten Schrift zu sehen sind¹⁾. In der Fig. 8 sehen wir z. B. eine Bildung, die sich nach Isolierung des Zweizellenstadiums entwickelte, in der Fig. 10 eine solche nach Isolierung des Vierzellenstadiums, während Fig. 7 behufs Vergleichung eine normale Gastrula vorstellt; sämtliche Bildungen in gleichem Alter von sieben Stunden²⁾. Es wurden Zwillinge und Drillinge gezüchtet. Dabei hat sich Wilson überzeugt, dass sich der Eistoff weiter als auf ein Viertel nicht beschränken lässt. Eine isolierte Blastomere aus dem Achtzellenstadium ging immer zu Grunde, während ein Viertelteil die Entwicklungsfähigkeit noch erhalten bleibt. Dasselbe hat Driesch auch beim Seeigel gefunden. Eine Zelle des Vier-

Fig. 11.



stadiums (Fig. 11) war noch entwicklungsfähig, sie furchte sich noch weiter; im Achtzellenstadium repräsentierte sie das Zweiunddreißigzellenstadium einer normalen Ontogenese. Nach Isolierung eines Viertels entwickelte sich der restierende Teil zu einem regelrechten Pluteus³⁾. So hat es sich gezeigt, dass der Bildungstrieb des Keimes, dessen kleinster Teil nach früheren Voraussetzungen die Totalität angelegter Fähigkeiten besitzt, dennoch gewissen sehr wesentlichen Beschränkungen unterworfen ist; auch dürfte diese Beschränkung, ähnlich wie die Regenerationsfähigkeit, bei verschiedenen Tiergruppen verschieden sein. Die Selbstregulationsmechanismen werden in verschiedenem Grade gezüchtet, was darauf zurückzuführen wäre, dass in dem Organismus ein gewisses Maß eingehalten

1) Edmond B. Wilson, *Amphioxus* and the mosaic theory of development. C. O. Whitmann's Journal of Morph., Boston 1893.

2) Wilson a. a. O. Vergl. Pl. XXXIII Fig. 50, 61, 62; Pl. XXXIV Fig. 68.

3) Entwicklungsmechanische Studien, III. Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893, LV, Taf. III, Fig. 3.

werden muss und die Ausbildung der einen Fähigkeit nur auf Kosten einer anderen erfolgen kann. Im Ganzen verhält sich dieser phylogenetische Bildungstrieb ebenso wie der ontogenetische, welcher die Elementarvorgänge in der Entwicklung eines Einzelwesens richtet.

Alles dies ist nicht weiter analysierbar. Wie wir sehen, erreicht dieser Rest, den die Kausalanalyse nicht anzupacken versteht, in hohem Grade bedenkliche Dimensionen. Man wäre fast geneigt eher zu fragen, was überhaupt analysiert wurde, als dasjenige namhaft zu machen, was kausal unerklärt bleibt. Es wird zwar hervorgehoben, dass derartige Unvollkommenheiten dem Wesen der Analyse eigentümlich sind, insofern letztere bloß beschreiben, nicht erklären will. Ein Irrtum wäre aber zu sagen, dass über jenen kausal unauflösbaren Rest nur die teleologische Beurteilungsart ein gewisses Maß von Einsicht zu verbreiten vermag, wie dies eben Driesch thut (S. 147). Er polemisiert mit Roux, Haacke und Weismann, zieht sie einer großen Nachlässigkeit im kausalen Analysieren und hält ihre Theorien, welche keine Beschreibungen, sondern Umschreibungen sind, für Teleologie und zwar für zufrühe Teleologie; die Determinantenlehre gleich der evolutionistischen Gemmarienlehre Haacke's für verfrühte Umschreibung, welche auf den Fortschritt des Wissens eher hemmend als anregend wirkt. Außer der Befruchtung gebe es dort keine weitere Auslösungen, d. h. keine eingehendere Einsicht in die inneren Schicksale des keimenden Stoffes. Die Auffassung des Weismannismus als verkappte Teleologie hat mich höchlich überrascht, insofern ich, im Einklange mit sehr gewiegten Fachleuten, geneigt wäre, gerade den Umstand, dass Weismann mit großer Geschicklichkeit die Finalität zu umgehen gewusst hat, für den hauptsächlichsten Vorzug jener ganzen Richtung zu halten. Quidquid id est, war es nichts weniger als ratsam, den restierenden Teil der Ontogenese im teleologischen Sinne, als dem einzig möglichen, zu beleuchten. Kann man die Formulierung solcher Fragen, wie z. B. ob der phylogenetische Bildungstrieb deshalb Pflanzen und nachher niedere tierische Wesen geschaffen hat, um sich endlich zum menschlichen Organismus versteigen zu können, wissenschaftliche Leistung nennen oder gar für eine analytische Erregenschaft betrachten?

Jedesmalige Inanspruchnahme teleologischer Auffassungsweise auf wissenschaftlichem Gebiete ist meines Erachtens nur ein Zugeständnis einer vorläufigen oder prinzipiellen erkenntnistheoretischen Ohnmacht und gleicht einer Verzweiflungsthat, und ein ausschließliches Beobachten dieses Gesichtspunktes wäre sowohl für phänomenalistische Empirie wie für philosophische Spekulation ein Selbstmord. Dass sich im behandelten Buche Abschnitte befinden, welche „Teleologische Analyse“ und „Teleologische Synthese“ heißen und Erwägungen enthalten, welcher von den verschiedenen morphogenen Elementarvorgängen der

beste, also zweckmäßigste sei und welcher für das Gelingen der Entwicklung weniger sicher, das wollen wir lieber verschweigen.

Driesch sagt, er wolle zur Annahme seiner Theorie ebenso philosophisch zwingen, wie er sie naturwissenschaftlich erzwungen zu haben glaubt. Selbstverständlich hat weder das eine noch das andere in der Wirklichkeit stattgefunden. Wir haben bereits einleitend das sichersten uns bekannten Kriteriums für Wertschätzung theoretischer Formeln Erwähnung gethan und möchten nur noch hinzufügen, dass die Absicht, ein Theorem aufdrängen zu wollen, logische Inkorrektheit bedeutet, weil sie dem Begriffe einer theoretischen Idee unmittelbar widerspricht und eine solche Theorie keine Theorie mehr, sondern adäquate Beschreibung eindeutiger empirischer Data sein müsste. Es ist übrigens schon deshalb überflüssig, sich über diesen Punkt weiter auszulassen, als die in Rede stehende analytische Theorie weniger eine Theorie als eine sehr verdienstliche theoretische Analysis zu sein scheint, welche logisch gedacht und konsequent durchgeführt wurde. Dem Verfasser selbst konnte ja doch nicht von vornherein alles einleuchten, was er zusammengestellt hat. Er hat vielmehr zuerst eine allgemein auftauchende glückliche Idee — vielleicht den Begriff prospektiver Potenz — festgehalten, sie erst mit Mühe durchgearbeitet und mittels zahlreicher Hilfsannahmen an die vielen untergeordneten Momente des allgemeinen ontogenetischen Problems widerspruchlos angepasst, wie es aus der sorgfältigen Gliederung des Materials in seinem Buche einzusehen ist.

Wohl am lebhaftesten dürfte uns darunter die Art interessieren, wie und ob die Kausalanalyse mit der Schmerzensfrage der Vererbung fertig wird. Dieses Problem besteht, wie es bereits Weismann gesagt hat, aus zwei Momenten. Der erste bezieht sich auf die Natur der Effekte äußerer Beeinflussung, der zweite auf direkte Verletzungen. Ich möchte das Problem kurz in Form der Alternative ausdrücken: sind heterogene Induktionswirkungen erblich oder nicht? Die Theorie gibt hierüber leider keinen direkten Aufschluss. Vererbungserscheinungen — sagt Driesch auf S. 115 — sind alle diejenigen Elementarerscheinungen der Ontogenese, deren Zustandekommen im Ei an und für sich gesichert ist; also alle, welche nicht auf äußeren Induktionen beruhen und deren spezifischer Charakter auch nicht von äußeren Bedingungsinduktionen abhängt. Er weiß aber weder zu entscheiden, ob eine einmalige Modifikation äußerer Induktionen wirksam genug sei, um den spezifischen Effekt organogener Auslösungen bleibend zu ändern, ob da vielmehr eine ganze Reihe gleicher Beeinflussungen vonnöten wäre, — noch zu sagen, ob ein mechanischer z. B. ein operativer Eingriff nur individuelle Verstümmelung des Organismus bedeute, oder ob er vererbbar sei. Wir hätten jedenfalls erwartet, dass Driesch an der Hand seiner Potenzannahmen wenigstens den zweiten

Teil des Problems, und zwar verneinend, erledigen wird. Er verweist diesbezüglich auf das Phänomen der Knospung und macht den dankenswerten Versuch, eine Vergleichung dieser beiden Vorgänge durchzuführen. Die Keimzelle ist von einer Knospe in vielen Stücken bloß dadurch verschieden, dass das Ei nur aus einer Zelle besteht, während die Knospe gewöhnlich aus mehreren zusammengesetzt ist. Dabei bleibt der ontogenetische Entwicklungstypus der gleiche und die Unterschiede beziehen sich nur auf untergeordnete, leicht erklärliche Einzelheiten. Bei der Entwicklung einer Knospe lassen sich des öfteren die beiden Keimblätter nachweisen, ähnlich wie bei einer Blastosphära. Auffallend ist der Umstand, dass Driesch trotz alledem die Natur der Keimzellen von den übrigen Körperzellen durch tiefe Kluft zu trennen scheint. Es wird betont, dass das Ei nicht nur das Vererbungsanlagegemisch in seinem Kerne führt (Weismann's Plasmakontinuität!), sondern auch durch tektonische Merkmale in seinem Baue ausgezeichnet wird, weil der spezifisch bestimmte Organismus hier zu seinem Ausgangspunkte zusammenschrumpft und alles mitbekommen muss, um das Leben später zu rekapitulieren. Rätselhaft ist es dennoch, welche Faktoren die Produktion von Keimzellen im ausgereiften Organismus veranlassen. In Anlehnung darauf wird an die Thatsache erinnert, dass bei den Pflanzen durch Amputationen das Wachstum gefördert wird. Die Entwicklungsfähigkeit der Gewebe scheint bei verschiedenen Tieren und Pflanzen stark zu variieren. Nach Reehinger und Vöchting kann man aus ganz kleinen Teilchen von *Solanum* oder *Marchantia* neue Sprösslinge erhalten ¹⁾. Die Regenerationsfähigkeit der *Hydra viridis* ist allgemein bekannt. Driesch ist übrigens geneigt, die letztere Erscheinung eher für Knospung als Regeneration zu halten, ebenso wie er auch die Vermehrung der Würmer durch Teilung für keine Regeneration ansieht. Damit wären wir zugleich zur Erörterung dieses wichtigen Momentes herübergeleitet.

Unter Regeneration wird nur diejenige Erscheinung verstanden, wo aus gewissen Geweben und Organen gleiche Bildungen reproduziert werden. Diese Auffassung ist von anderen, insbesondere von dem Regenerationsbegriffe bei Roux erheblich verschieden. Nach Roux werden regenerative Erscheinungen durch den Trieb, das Ganze wieder herzustellen, den verstümmelten Organismus zu ergänzen, verursacht, durch Fehlen normaler Nachbarschaft ausgelöst (*causa efficiens*) und durch Existenz eines, jeder Zelle eigentümlichen, gewöhnlich latenten Nebenkeimplasmas erklärt (*causa materialis*).

1) Vergl. Hermann Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. XXV, Berlin 1893, Heft 2. — Bei Lichtmangel wird die Sexualität der Pflanze unterdrückt und an Stelle der Samenproduktion erfolgt die Vermehrung durch Abstoßen vegetativer Triebe (also: Knospen).

Ein jeder Fall von Regeneration wäre demnach eine Mehrleistung der Zellen — nach Driesch handelt es sich dabei nur um Wiederauflösung von Prozessen bei früherer prospektiver Potenz, nicht um Auslösung neuer Vorgänge. Auch ist nach ihm das Fehlen normaler Nachbarschaft zur Einleitung von Wiederbildungen keine Bedingung. Zutreffend verweist er auf regenerierte Tritonenfüße, welche nach Exartikulation vorheriger Gliedmaßen gebildet werden. Solche Füße besitzen keinen Stützapparat, kein Knochengerüst. Diese Erscheinung zwingt ihn zu der Annahme, regenerative Bildung könne nur nach Hertsellung einer Unterbrechungsfläche vor sich gehen; sonst bleibe sie der normalen Ontogenese fremd, obschon sie, durch Zufall eingeleitet, nach embryonalem Typus verläuft. Daraus ergeben sich von selber Schlussfolgerungen allgemeiner Natur. Die Teilung der Würmer ist normal, desgleichen die Bildung von Polypen an einem Stoecke; man könne sie also nicht Regeneration nennen, welche auf Wiedererweckung und neuerlichem Ablauf schon beendeter Elementarvorgänge beruht und durch Mangel an Widerstand und sonstige Faktoren angeregt wird. Bei Isolation der Furchungskugeln wird keine Unterbrechungsfläche hergestellt — einzelne Blastomeren sind Einheiten für sich und eine irgendwie verletzte Furchungszelle geht unfehlbar zu Grunde — folglich könne man dabei nicht von Regeneration sprechen. Roux bezieht aber auch diesen Fall auf Regeneration: es fehlt die normale Nachbarschaft, und der Zweck des Vorganges ist der nämliche, d. i. die Herstellung des Ganzen. Doch wird dabei aus der Zelle etwas ganz anderes, etwas neues, was sie noch nicht durchgemacht hat (vergl. oben), und wenn Roux auch die Entwicklung jener durch Verschiebung der Furchungskugeln unter der Decklamelle erhaltenen Gebilde mit Regeneration identifiziert, so besteht die Analogie beider Erscheinungen thatsächlich nur im Nichtvorhandensein des Normalen¹⁾.

Gegen die Auffassungsweise von Driesch ließe sich einwenden, dass die Auslösungsursachen zwar in den von ihm genannten Punkten liegen, aber noch anderswo gesucht werden können. Der Fall der Regeneration exartikulierter Urodelenfüße, der für diese Erklärung wohl maßgebend gewesen, ist zweideutig und widerspricht nicht der Roux'schen Theorie. Obwohl sich das Knochengerüst eines Fußes aus einer Anlage differenziert, so sind doch im ausgebildeten Stadium alle Knochenstücke gesondert, und für den Knochenpol, der am exartikulierten Gelenke zu liegen kommt, wird durch das Fehlen des isolierten Femoral- oder Tibialteiles die normale Nachbarschaft nicht gestört; anders, wenn das Knochengewebe selbst verletzt wäre. Außer diesem Einwande bleibt der logische Zusammenhang der Annahme einer in ultimären Organen enthaltenen, latenten Prospektivität — einer Art

1) Vergl. Wilhelm Roux, Spezifikation der Furchungszellen. Biolog. Centralblatt, XIII.

Ersatzreserve für Unglücksfälle — mit dem eigentlichsten Punkte der ganzen Theorie, der prospektiven Potenz, immerhin ziemlich dunkel. Logisch einwandfrei ist dagegen die Auslegung der interessanten Versuche Davenport's und der Loeb'schen Heteromorphose. Kommt es zur Bildung von Stolonen an einem querdurchschnittenen Polypenstocke, so ist diese Erscheinung durch hypothetische Existenz prospektivischer Gesamtenergie in der Axe des Stockes leicht erklärlich. Dass Davenport beim Abtragen von Seitenpolypen nur die Regeneration derselben Gebilde beobachtete, widerspricht obiger Annahme nicht im mindesten.

Verwandter Natur ist jene Gruppe von Erscheinungen, die man als Dichogenie zusammenfasst. Sobald eine innere oder äußere Induktion den Effekt gewöhnlicher, organbildender Induktionen ändert, dann müssen wir das Vorhandensein einer doppelten prospektiven Potenz vermuten. Diesbezüglich erinnert Driesch an Noll's heterogene Induktion in der Reizphysiologie und an sogenannte Adventivbildungen bei Pflanzen (Vöchting).

Die funktionelle Anpassung findet ihre Erklärung darin, dass durch funktionelle Inanspruchnahme eines Organs die Intensität elementarer Prozesse rücksichtlich ihrer Dauer gesteigert wird. Auch diese Auffassung, so wie die ganze Theorie überhaupt, ist vornehmlich gegen Roux (und Weismann) gerichtet. Nach diesem hat man bei funktioneller Anpassung mit Cellularerscheinungen zu thun; in Anspruch genommene Zellen verbrauchen größere Quantitäten zugeführter Nahrungsstoffe, wodurch anderen, benachbarten Zellen die Nahrung entzogen wird, so dass diese anderen Gewebe in verschiedenem Grade verkümmern.

Aus obigen Details wird ersichtlich, dass Driesch bei analytischer Behandlung der Ontogenese mit Vertretern der Mosaiktheorie und Freunden exklusiver Evolution auf Schritt und Tritt in Konflikte gerät. Demgemäß ist das Hauptverdienst seines Buches, ähnlich wie des gleichzeitig erschienenen, ontologischen Entwurfes von O. Hertwig vornehmlich negativer Natur. Sein Endresultat und zugleich Ausgangspunkt — eine tierische Blastula bestehe aus gleichen Furchungskugeln mit anisotropem Plasmabau, und besondere Auslösnungsfaktoren seien schon zur Bildung des Mesenchyms vonnöten — ist weniger durch lange entwicklungsmechanische, nach dem Wie der allgemeinen Entwicklung suchende Studien festgesetzt worden, als der gefestigten Ueberzeugung entsprungen, dass aus der Furchung keine spezifisch determinierten Zellen hervorgehen. Roux-Weismann's Lehre setzt gerade die Spezifikation der Furchungskugeln als fundamentalstes Erfordernis voraus. Zukunftsbestimmende Qualitäten sind in den Kernen der Zellen aufgespeichert. Der Keim bleibt demnach einem Mosaik ähnlich und seine Entwicklung zum definitiven Organismus einer Mosaik-

arbeit. Ein in beliebiger Richtung halbiertes Froschembryo (durch Abtötung der einen Hälfte) entwickelt sich entweder nach Vorder- oder zum Hinterteile, zum Unter- oder Oberteile der Quappe, je nachdem welche Mosaikteile unversehrt bleiben. Die Massenkorelation soll sich bekanntlich erst in späteren Entwicklungsphasen geltend machen. Was die späteren Perioden betrifft, so wird bei Roux das Prinzip der Selbstregulation mit der Assimilation koordiniert. Bei Driesch ist die prospektive Bedeutung einer Blastomere funktional von der Lage der Zelle abhängig. Ein Kausalnexus zwischen der ersten Furchungsebene und der späteren Medianebene des Embryos wird geleugnet. Die Entwicklung durch Furchung beruht nicht auf Selbstdifferenzierung. Die Entwicklung der lebenden Froscheihälfte bei Roux verläuft nicht allein aus sich selbst; sie wird vielmehr durch die tote Eihälfte aufgezungen. Es blieb bei einer Halbbildung, weil möglicherweise die Lage des Eies nicht verändert wurde. Hertwig erhielt jedoch einen vollständigen Embryo, nachdem sich das Ei mit der schweren toten Hälfte nach unten gerichtet hatte. Für die Fälle, wo aus einer isolierten Blastomere nur Bruchstücke einer Furchungsblase zur Entwicklung kommen, wird eine unsichtbare Verletzung der betreffenden Zelle angenommen. Eine Halbblastula entwickelt sich zu einem Pluteus nicht durch laterales, generelles Herausknospen der fehlenden Hälfte, sondern durch Verschiebung der Furchungszellen, welche stufenweise erfolgt. Es ist klar, dass Driesch mit der Annahme eines Nebenplasmas in den Zellen behufs Erklärung normaler Furchung bei Bruchstücken nicht zufriedengestellt sein konnte und sich gedrängt fühlte, nach anderen Erklärungsprinzipien zu suchen. Ein Bruchstück des Furchungsstoffes genügt so lange zur Einleitung einer normalen Entwicklung des Embryo, solange dieser Teil der ganzen Keimzelle ähnlich bleibt. Bei einem Achtel des *Amphioxus*-Eies scheint es nunmehr nicht der Fall zu sein; wo aber die Ähnlichkeit erhalten bleibt, da entwickelt sich der Teil zum Ganzen mittels Selbstregulation. Dieser Prozess kann sich übrigens in sehr verschiedener Weise abspielen. Manchmal, wie dies z. B. beim *Amphioxus* der Fall ist, furcht sich das Teilstück von Anfang an nach dem Typus eines ganzen Eies, manchmal gestalten sich die ersten Furchungskugeln zu einer Halbblastula, die erst allmählich, in späteren Entwicklungsperioden in eine ganze Blastula übergeht. Diese Eigenart mag ihren Grund darin haben, dass sich sonst bei der Transformation einer Halbkugel in eine Kugel die Lage einzelner Blastomeren verändern würde. Nun findet kraft einer magnetischen Anziehungssaccidenz der Zellen untereinander eine Umordnung des Plasmas in den Zellen statt, welche natürlicher Weise zu ihrer Vollziehung eine gewisse Zeit erheischt. In späteren Entwicklungsphasen wird die erwähnte Selbstregulation der Zellen durch immer stärker auftretende morphogene Verschiedenheit der Zellen

wesentlich erschwert und mehrfach gehemmt. Was die eintretende Verschiedenheit betrifft, so dürfte sie durch ungleiche Verteilung von Substanzen erklärlich sein, die sich am Eistoffe beteiligen. Im übrigen geht die Differenzierung der ersten Anlagen und der immer kompliziertere Ausbau einzelner Organe im Rhythmus einer Harmonie vor sich, die nur als solche zu konstatieren ist. Außer gegen Roux und Weismann wendet sich diese analytische Auffassung auch gegen die bekannte ontogenetische Theorie von Haacke, der im Bekämpfen des Weismannismus mit Driesch übereinstimmt¹⁾. Hier liegt der Schwerpunkt in der Form der im monotonen Keimplasma eingebetteten Gemmarien; dazu kommt noch der Einfluss äußerer Faktoren: was die Ontogenese veranlasst, ist Form und Energie. Driesch nennt Haacke einen Evolutionisten, insofern bei ihm das Plasma struiert ist, wirft ihm vor, dass er dabei die wichtige Thatsache der Verteilung des Wachstums an verschiedene Gegenden des in Entwicklung begriffenen Wesens unberücksichtigt lässt und gelangt zu der Ueberzeugung, dass seine an Seeigeln angestellten Versuche mit der Gemmarienlehre nicht vereinbar sind.

Die Analyse der Entwicklung wäre aber nicht vollständig gewesen, wenn Driesch einer Erscheinung nicht gedacht hätte, die mehrmals in der systematischen Embryologie verzeichnet ist und zutreffend Verschiebung der Entwicklungsphasen genannt werden kann. Eine solche Phasenverschiebung wird bei Würmern, z. B. bei *Nereis* angetroffen, welche Wilson embryologisch untersuchte, eine Verwischung dieser Phasen bei Ctenophoren beobachtet, um deren Embryologie sich namentlich Metschnikoff und Chun verdient gemacht hatten. Es gibt bei ihnen keinen Abschluss der eigentlichen Furchung. Bei *Eshsholtzia cordata* (*Callianira bialata*) schnüren sich im Achtzellenstadium die kleinen ektodermalen Zellen ab, teilen sich unter fortwährendem Wachstum und umwachsen die unteren mächtigen entodermalen Zellen, welche nachträglich, ohne weiter zu wachsen, in 16 Zellen zerfallen. In einem solchen Falle werden die Zellen als stofflich verschieden betrachtet, und zwar müssen diese beiden Stoffe zu gleicher Zeit induzierend tätig sein. Im Baue des Eies müssen nämlich zwei heterogene Momente konsequent auseinander gehalten werden, sein Stoffbau und sein Richtungsbau, wohin die Polarität, auch die elektrische Polarität der Teilchen gehört. Im Somato- und im Mesoblast sind gewisse Stoffe

1) Wilhelm Haacke, Die Schöpfung des Tierreichs. Bibliogr. Institut, Leipzig 1893; Gestaltung und Vererbung, Leipzig 1893. — Vergl. R. v. Lendenfeld's Referat über Haacke's Gemmarienlehre (Biol. Centralbl., Bd. XIV, S. 413); vergl. ferner die beiden Aufsätze von Haacke, R. v. Lendenfeld's Kritik der Gemmarienlehre (Biol. Centralbl., Bd. XIV, S. 497) und Die Formenphilosophie von Hans Driesch und das Wesen des Organismus (Biol. Centralblatt, Bd. XIV, S. 626).

vorhanden, welche im Stande sind, sich frühzeitig zu bethätigen. Von den Zellen des Ektoblastes kann man annehmen, dass sie gleiche Zusammensetzung haben und untereinander vertauschbar sind. In den Fällen der Phasenverschiebung, bei Stoffbauerscheinungen scheint mehreres für das Prinzip der Keimbezirke von His zu sprechen. Die wichtige Behauptung Chun's, die Zellen seien bei den Ctenophoren schon während der Furchung verschieden, widerspricht den Annahmen der Analyse nicht, da sie ihre Erklärung in der ungleichen Stoffverteilung findet. Es gibt verschiedene morphogene Vorgänge, deren Einleitung durch gewisse Stoffe bedingt wird; solche Prozesse können daher nur bei Zellen induziert werden, in denen die nötigen Stoffe enthalten oder erhalten geblieben sind. Ansonst ist die Annahme zulässig, der Kern des Somatoblastes sei ein echter Furchungskern und enthalte spezifische Stoffe, durch deren Gegenwart die Teilung vor Ablauf der Furchung gehemmt wurde. Dass derartige Verhältnisse mit qualitativ ungleicher Kernteilung, wie sie von Roux und Weismann gelehrt wird, nichts Gemeinsames haben, leuchtet dem Verfasser ein. Man wäre an die Annahme ungleicher Kernteilung selbst dann nicht angewiesen, wenn der Kern sogleich nach der Einschließung in einen anders beschaffenen Plasmateil, also in ein neues Plasma, seine Natur (prospektive Potenz) verändern würde, da man diese Erscheinung immerhin auf frühzeitige Aktivierung zurückführen könnte.

Es wollte der Zufall, dass auch Wilson, dessen Resultate mehrmals als Gegenbeweise angeführt werden, seine Versuche im Interesse der Mosaiktheorie angestellt hat und zu Gunsten dieser Hypothese auslegt¹⁾. Wilson behauptet, es finde während der Entwicklung eine Umwandlung des Idioplasmas der Zellen statt; er sagt, dass das Plasma des Somato- und Mesoblastes anders aussieht. Bei *Nereis* tritt sofort nach der ersten Teilung eine sichtbare Differenzierung der Furchungskugeln ein, wie sie bei dem Seeigel erst bei der Sechszehnteilung beobachtet wird. Bei *Nereis* entstehen nämlich zahlreiche gleichgeartete Ektoblastzellen, welche den Keim frühzeitig umwachsen, während im Wachstum des frühangelegten Somatoblastes ein Stillstand eintritt, worauf es zur Absonderung des Mesoblastes kommt, immer ohne Wachstum. Schon die durch die erste Furchung entstehenden Kerne sehen sich ungleich aus. Andererseits bleibt das Plasma in den ersten beiden Zellen unverändert, was für die Mosaiklehre sprechen würde. Driesch weiß dagegen einzuwenden, dass die scheinbare Gleichmäßigkeit des Plasmas eine unsichtbare Veränderung keineswegs ausschließt, und erwähnt die bei *Arbacia* sehr früh eintretende Differenzierung des Plasmas am künftigen Mikromerenpole,

1) Ed. B. Wilson, The cell lineage of *Nereis*. Journal of Morph., Bd. VI; The mosaic theory of development, in Biolog. Lectures at the Lab. of Wood's Hool; und die bereits früher zitierte Schrift über *Amphioxus*.

welche bei einem, des roten Pigmentes entbehrenden Seeigelei unmöglich wahrgenommen werden könnte. Die Zelldifferenzierung kann demnach einen plasmatischen Grund haben. Während aber Roux einen Unterschied im Kerne auch bei gleichaussehenden Zellen annimmt, vermutet ihn Driesch erst dort, wo die Zellen einer merklichen Umwandlung unterworfen sind (?). Der Entwicklungsrhythmus wird auch bei *Nereis* nicht gestört. —

Es schien denn auch geboten, den Nachweis des Entwicklungsrhythmus in allen Fällen sorgfältig zu führen, weil gerade die rätselhaftesten und wesentlichsten Teile der Ontogenese als Beispiele jener dreifachen Harmonie beschrieben werden. Verschiedene, scheinbar heterogene Fälle können darauf bezogen werden. So ist beim Seeigel das ganze Ektoderm negativ bestimmt; es entsteht beinahe aus der ganzen Blastula. Beim *Amphioxus* sehen wir dagegen, dass für das Ektoderm nur die Hälfte der Blastula erhalten bleibt, während die andere Hälfte zum Entoderm wird. In diesem Falle ist zweierlei möglich: entweder wird der dickeren Hälfte ein Wachstumsprozess induziert und dieses Wachstum seitlich durch das Ektoderm gehemmt, worauf eine Einstülpung dieser Hälfte eintreten muss — das Ektoderm wäre dann negativ bestimmt, wie beim Seeigel —, oder aber wird sie durch Wachstum der anderen Hälfte zur Invagination gezwungen und dem entsprechend chemisch umgewandelt; dann wäre sowohl das Entoderm wie das Ektoderm positiv bestimmt. Demgemäß findet Driesch in der Ontogenese dieser beiden, so verschiedenen Formen keinen prinzipiellen Unterschied fundamentaler Vorgänge und weiß in der Analyse beider Auslösungsreihen ohne Zellenprädeterrmination auszukommen. Maßgebend bleibt ihm stets die unumstößliche Thatsache, dass sowohl der sogenannte vegetative, als auch der animale Teil des Eies zur Hervorbringung eines Embryos ausreichen. Der polarige Eibau allein dürfte sich aber zur Hervorbringung einer ganzen *Amphioxus*-Larve unzulänglich erweisen.

Retuli relata.

In vorliegender Darstellung war ich bemüht, die wesentlichsten analytischen Gedanken möglichst treu wiederzugeben und kritische Bedenken, wo es nicht möglich war, selbe ganz zu unterdrücken, wenigstens von der Wiedergabe des Textes fernzuhalten. Dessenungeachtet habe ich mir erlaubt, ohne Driesch nahezutreten, seinen Ideenstoff wesentlich anders, manchmal vielleicht übersichtlicher zu gruppieren und gewisse Punkte mit besonderem Nachdrucke hervorzuheben, um dem unbefangenen Prüfer das Füllen eines Urteils in sokratischer Weise zu erleichtern. Dass dieses Urteil kein allgemeines Lob bedeuten wird, steht außer Zweifel. Wir haben ja gesehen, dass sich vieles einer analytischen Einsicht entzog, und was analysiert wurde, einen ganzen Annahmekomplex beanspruchte. Es muss an-

genommen werden, dass das Plasma des Furchungsmaterials reaktionsfähig ist, es wird angenommen, dass das Zellplasma die Reize empfängt und der Zellkern auf die Reize antwortet, es wird angenommen, dass der Kern Fermente entwickelt, welche chemische Umwandlungen im Zellplasma verursachen, man nimmt an, dass ultimäre Organe keine prospektive Potenz mehr besitzen, und annehmen muss man, dass gewissen ultimären Organen dennoch volle Prospektivität erhalten bleibt. Zukünftige Biologen werden gewiss über den Versuch lächeln, ontogenetische Rätsel zu einer Zeit zu erklären, wo man nur über einen metaphysischen Apparat von undefinierbaren Anlagen, Potenzen, Stoffen und Fermenten verfügte. Andererseits muss die Beharrlichkeit zur Achtung zwingen, mit welcher dieser ernste Forscher seine Gedankenarbeit, von theoretischen Betrachtungen ausgegangen, durch experimentelle Untersuchungen hindurch, bis in das Gebiet der starrsten Abstraktion ausgeführt hatte.

Driesch beklagt sich, dass seine theoretischen Schriften bis jetzt wenig Berücksichtigung fanden; sie seien nicht modern und interessant. Man wird wohl im Allgemeinen entgegengesetzter Ansicht sein. Berechtigter wäre vielleicht die Vermutung, dass seine Darstellungsweise zurückstoßend wirkt. Im Vorworte (p. VII) heißt es wörtlich: „Ich glaube nicht, dass das Buch leicht zu lesen ist, ja ich hoffe, dass es ein oberflächlicher Leser gar nicht versteht.“ Allerdings hat sein schwieriger Vortrag in der letzten Arbeit an Uebersichtlichkeit und Klarheit gewonnen. Außerdem ist er an mehreren Stellen mit köstlichen Einfällen gewürzt. — Die *Madonna della Sedia* nimmt sich auf 1 cm Entfernung mit der Lupe betrachtet anders aus, als auf 5 m Distanz; das erste Mal sehen wir nur Klexe. Ist denn, fragt Driesch, das Studium von Klexen wirklich die einzige Aufgabe der Biologie?

Von seinem Buche lässt sich dasselbe sagen, was Jakob Henle über seine eigenen anatomischen Studien gesagt hat: es enthält wenig neue Thatsachen und viel Reflexion. Jedenfalls tragen derartige zusammenfassende Entwürfe nicht wenig dazu bei, dass man für physiologische Vorgänge in der Keimzelle immer tieferes Verständnis gewinnt und ontologische Probleme geschickter zu behandeln versteht. Ohne theoretische Anregung wäre denn auch der riesige Fortschritt kaum denkbar, den wir in den letzten 55 Jahren auf dem Gebiete der Zellenkunde zu verzeichnen haben, seit den Untersuchungen Th. Schwann's nämlich, durch welche die Lehre von der Zelle als Hauptelement des tierischen Organismus gegründet worden ist.

Ein Fall von scheinbar bewiesener Telegonie.

Von Dr. O. vom Rath.

Unter Telegonie versteht man bekanntlich die Hypothese, nach welcher durch die erste Befruchtung und Schwangerschaft eine derartige Beeinflussung (Infizierung, Imprägnierung) der Mutter stattfindet, dass spätere, von einem anderen Vater erzeugte Nachkommen in mehr oder weniger auffallender Weise Eigenschaften des ersten Gatten vertragen. Außer vom Pferd, Rind, Schwein, Schaf, Hund und von Vögeln sind Fälle von Telegonie bekanntlich auch vom Menschen erzählt worden. So sollen beispielsweise weiße Frauen, die einmal von einem Neger geschwängert waren, in verschiedenen Fällen mit einem späteren weißen Gatten nie wieder ganz weiße Kinder gehabt haben, vielmehr wären in mehr oder weniger deutlicher Weise charakteristische Eigentümlichkeiten des schwarzen Mannes erkennbar gewesen.

Im großen Publikum gilt die Telegonie als eine bewiesene Tatsache; ferner ist eine Auffassung allgemein verbreitet, welche der Telegonie sehr nahe verwandt ist. Man hütet sich soviel wie möglich ein Tier edler Rasse (gleichgiltig ob Pferd, Rind, Hund etc.) von einem minderwertigen Gatten belegen zu lassen, da man, angeblich auf üble Erfahrungen gestützt, die Ueberzeugung gewonnen hat, dass ein solches Weibchen nachher auch mit einem ebenbürtigen Gatten niemals mehr ganz edle Nachkommen erzeugen kann. Dass aber umgekehrt ein Weibchen einer minderwertigen Rasse, welches zuerst von einem edelblütigen Männchen geschwängert wurde, späterhin von einem Gefährten einer weniger guten Rasse Nachkommen gehabt hätte, welche wie der erste Gatte edelblütig gewesen wären oder doch Spuren des edlen Blutes verraten hätten, ist meines Wissens nie behauptet worden.

In der Gelehrtenwelt sind die Ansichten über Telegonie geteilt, indem einige Autoren z. B. Darwin [1] und Herbert Spencer [2], die Telegonie als eine bewiesene Thatsache betrachten, während Settegast [3] und Weismann [4] die bis jetzt bekannt gewordenen Fälle von Telegonie keineswegs als beweiskräftig gelten lassen.

Es würde zu weit führen, wenn ich hier alle die „Erzählungen“ von Telegonie kritisch besprechen wollte, ich verweise vielmehr den Leser auf die Litteratur und in erster Linie auf die Angaben von Darwin [1], Settegast [3], Weismann [4], Herbert Spencer [2] und Romanes [5].

Der Zweck dieses Aufsatzes ist nur der, an der Hand eines von mir beobachteten scheinbar bewiesenen Falles von Telegonie zu zeigen, dass man in der Beurteilung solcher Fälle nicht vorsichtig genug sein kann.

Bevor ich aber in die Beschreibung meines Falles eintrete, möchte ich doch in Kürze einige der wichtigsten theoretischen Erklärungs-

versuche der Autoren über den mutmaßlichen Vorgang bei der Telegonie anführen. Darwin, der von der Thatsache der Telegonie vollkommen überzeugt war, hat in seinem Werke „Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“ (Bd. I p. 454 der deutschen Uebersetzung von V. Carus, 1873) folgende Ansicht ausgesprochen. „Einige Physiologen haben die merkwürdigen Folgen einer ersten Befruchtung aus der innigen Verbindung und der freien Kommunikation zwischen den Blutgefäßen des modifizierten Embryo und der Mutter zu erklären versucht¹⁾. Es ist indess eine äußerst unwahrscheinliche Hypothese, dass das bloße Blut des einen Individuums die Reproduktionsorgane eines anderen Individuums in einer solchen Weise affizieren könne, dass die spätern Nachkommen dadurch modifiziert würden. Die Analogie mit der direkten Einwirkung fremden Pollens auf den Fruchtknoten und die Samenhüllen der Mutterpflanze bietet der Annahme eine kräftige Unterstützung, dass das männliche Element, so wunderbar diese Wirkung auch ist, direkt auf die Reproduktionsorgane des Weibchens wirkt und nicht erst durch die Intervention des gekrenzten Embryo. Bei Vögeln besteht keine so innige Verbindung zwischen dem Embryo und der Mutter; doch führt ein sorgfältiger Beobachter, Dr. Chapuis an (Le Pigeon Voyageur, Belge 1865, p. 59), dass bei Tauben sich zuweilen der Einfluss eines ersten Männchens in den spätern Bruten bemerkbar macht; indess bedarf diese Angabe, ehe man ihr völliges Zutrauen schenken kann, weiterer Bestätigung“.

Nach Weismann kann die theoretische Erklärung der Telegonie nur die sein, dass Samenzellen nach der ersten Begattung bis ins Ovarium gelangt und dort in einzelne noch unreife Eier eingedrungen wären. „Augenblickliche Befruchtung derselben wäre durch die Unreife der Eizellen ausgeschlossen, das Keimplasma der Samenzelle aber müsste im Eikörper verharren, bis zu dessen Reife, um sich dann in Amphimixis mit dem gereiften Eikern zu verbinden. Erfolgte dies einige Zeit nach Ablauf der ersten Geburt, so würde es leicht ungefähr mit der zweiten Begattung zusammentreffen und so den Schein erwecken, als ob die Befruchtung von dieser herrührte. Gesetzt, die Infektion würde unzweifelhaft erwiesen, so müsste man eine solche nachträgliche Befruchtung einer Eizelle für möglich halten; freilich dürfte man sich dann billig wundern, warum nicht gelegentlich Stuten, Kühe oder Schafe trächtig werden, ohne zum zweiten Male belegt worden zu sein. Bis jetzt ist dies niemals beobachtet worden, und so möchte ich glauben, dass die Ansicht von Settegast [2] die richtige ist, nach welcher es eine Infektion überhaupt nicht gibt, und alle

1) Ich bemerke zu diesen Worten Darwin's, dass eine freie Kommunikation zwischen der mütterlichen und der fötalen Blutbahn von den Embryologen jetzt nicht mehr angenommen wird.

dafür angeführten und von ihm kritisch erörterten Falle auf Täuschung beruhen (Weismann, Das Keimplasma, 1892, S. 506)“.

In neuester Zeit ist H. Spencer (The inadequacy of „natural Selection“) wieder mit Nachdruck für die Telegonie eingetreten. Der englische Gelehrte hält die Telegonie nicht nur für bewiesen, sondern sieht in ihr auch „an absolute disproof of Prof. Weismann's doctrine that the reproductive cells are independent of, and uninfluenced by, the somatic cells“ und ist der Ansicht, dass gerade durch die Thatsache der Telegonie alle Hindernisse aus dem Wege geräumt würden, welche der Annahme der Vererbung erworbener Eigenschaften (transmission of acquired characters) im Wege standen. Die theoretische Erklärung der Telegonie ist nach Spencer die, „that while the reproductive cells multiply and arrange themselves during the evolution of the embryo, some of their germ-plasm passes into the mass of somatic cells constituting the parental body and becomes a permanent component of it. Further they necessitate the inference, that this introduced germ-plasm, everywhere diffused, is some of it included in the reproduction cells subsequently formed“. Nach der Vorstellung Spencer's würde somit aus den Zellen des Embryo Keimplasma in die Zellen der Mutter übergehen, und väterliches Keimplasma sich den somatischen Zellen des Körpers der Mutter mittheilen. Genannter Autor stützt sich bei diesem Erklärungsversuch auf die Beobachtungen von Sedgwick, wonach die Zellen des *Peripatus*-Embryo sichtbar nicht von einander getrennt sind und ein Syncytium bilden.

Da nun H. Spencer offenbar die Stellen völlig entgangen sind, in welchen Weismann (Das Keimplasma, S. 505) sich über die Telegonie ausgesprochen hat, nahm Weismann in einem neuen Werk (Die Allmacht der Naturzüchtung, Jena 1893, S. 82 u. ff.) gegen die Anschauungsweise Spencer's noch einmal Stellung. Weismann bestreitet seinerseits keineswegs unbedingt die Möglichkeit der Telegonie, indem er ausdrücklich betont, „dass von jeher die weite Verbreitung dieser Annahme ihm Eindruck gemacht habe, so dass er sich gesagt habe, sie könne möglicherweise eine berechtigte sein und Thatsachen ihr zu Grunde liegen“. Schon in seinem früheren Werk (Das Keimplasma) hatte Weismann zu experimentellen Versuchen aufgefordert, die Telegonie zum Rang einer Thatsache zu erheben, und zwar speziell in zoologischen Gärten, in denen die nötige Sorgfalt und Ueberwachung der Tiere längere Zeiträume hindurch möglich ist als in kleinen zool. Instituten (l. c. S. 505).

Die neuen von H. Spencer [2] und Romanes [5] beigebrachten Fälle von Telegonie sind für Weismann ebensowenig beweiskräftig, wie die früher bekannt gewordenen Beispiele. Auf welche Thatsachen Spencer sich berufen könnte, wenn er Keimplasma aus den Zellen des Embryo in die der Mutter übergehen lässt, ist Weismann un-

verständlich. Wenn auch bei dem vorhin erwähnten Fall von *Peripatus* die Zellkörper nicht sichtbar von einander geschieden sind und bei Pflanzen und Tieren die Zellen mancher oder vieler Gewebe durch protoplasmatische Ausläufer in Verbindung stehen, so beweise das noch lange nicht, dass Keimplasma auch wirklich auf diesem Wege von Zelle zu Zelle transportiert werde (Allmacht d. Naturzüchtung, S. 84).

Ferner hält Weismann seinem englischen Gegner vor, dass er die Forschungen des letzten Jahrzehnts über das mikroskopische Verhalten des Zellkerns bei seinen Hypothesen gänzlich außeracht gelassen habe. „Wir besitzen doch (sagt Weismann) heute ein Fülle von Thatsachen, welche mit Sicherheit schließen lassen, dass die Vererbungssubstanz im Kern der Keimzelle enthalten und dort derart eingeschlossen und sorgfältig aufbewahrt ist, dass sie niemals als Ganzes aus der Kernkapsel herauskommt. Soll sie einer anderen Zelle mitgeteilt werden, so geschieht dies auf dem Wege der Kern- und Zellteilung. Ein besonderer Apparat von erstaunlicher Feinheit und Präzision ist dafür in der Zelle enthalten, dessen wunderbarer Mechanismus heute noch den Gegenstand eifriger Forschung unserer besten Mikroskopiker auf botanischem, wie auf zoologischem Gebiete bildet. Wozu wäre dieser ganze Teilungs-Apparat, wenn die Vererbungssubstanz ebenso gut durch den Zellkörper von Zelle zu Zelle versandt werden könnte? Die Forschungen haben ferner ergeben, dass die Vermischung der Vererbungssubstanz zweier fremder Zellen, d. h. solcher, die nicht Geschwisterzellen sind, durch einen besonderen verwickelten Vorgang zu Stande kommt, den ich als Amphimixis bezeichnete, und der, soweit wir wissen, regelmäßig nur als Konjugation bei den Einzelligen und als Befruchtung bei den Vielzelligen vorkommt etc.“ — „Die Spencer'sche Erklärung der Telegonie ist also durchaus unzulässig, und die Erscheinung selbst, weit entfernt, an absolute disproof of Prof. Weismann's doctrine zu sein, lässt sich vielmehr mit dessen Theorie jedenfalls sehr viel leichter in Einklang setzen, falls sie sich als wirklich existierend erweisen sollte“.

Meine persönliche Ansicht über Telegonie ist kurz gesagt die, dass die bis jetzt bekannt gewordenen Fälle von angeblicher Telegonie ebensowenig beweisend sind, wie die „Erzählungen“ von Vererbung von Verletzungen. Was die theoretischen Erklärungsversuche über das mutmaßliche Zustandekommen von Telegonie betrifft, so hat der von Weismann [4]¹⁾ gegebene auf jeden Fall am meisten Wahr-

1) Wie ich H. Settegast (Die Züchtungslehre, Breslau 1878) entnehme, wurde von C. Mahnke (Die Infektionstheorie, Stettin 1864) ein Erklärungsversuch der Telegonie gegeben, der scheinbar einige Ähnlichkeit mit der Weismann'schen Darstellung aufweist. Nach E. Mahnke „sollen die Samentierchen durch die dünne zarte, eiweißhaltige Hant, womit die Oberfläche des Eierstocks überzogen ist, in die unmittelbar darunter liegenden, noch nicht

scheinlichkeit für sich, doch teile ich die von diesem Autor selbst angeführten Bedenken vollkommen, zumal vom rein histologischen Standpunkte aus. Auch auf eine Besprechung der von H. Spencer [2] neu beigebrachten Fälle will ich hier nicht eingehen und den Leser auf die Originalarbeit und auf die in dieser Zeitschrift abgedruckte deutsche Uebersetzung verweisen. Wer von Haus aus an Telegonie glaubt, mag vielleicht durch diese neuen Fälle in seinem Glauben bestärkt werden, wer aber die Telegonie als eine bis jetzt unbewiesene Hypothese angesehen hat, wird auch durch diese neuen „Erzählungen“ sicherlich nicht von der Thatsache der Telegonie überzeugt werden.

Ich war nun nicht wenig überrascht, als ich selbst einen Fall beobachten konnte, in welchem Telegonie geradezu bewiesen zu sein schien. Der Sachverhalt ist folgender:

Eine kinderlose Familie, die lange Jahre in Tunis gelebt hatte, zog im Jahre 1888 nach Baden und nahm bei dieser Gelegenheit ein junges Katzenpärchen von seltener Schönheit mit in die neue Heimat. Die damals noch sehr jungen Tierchen haben sich trotz des ungewohnten Klimas recht gut entwickelt, doch haben sie einige Eigentümlichkeiten nicht ablegen wollen. Sie verlassen beispielsweise nur ungern das Haus, zumal aber bei Schneefall, der sie stets in große Aufregung versetzt. Ihre Nahrung besteht nur in rohem Fleisch. Gegen Fremde blieben beide Tiere stets sehr bössartig. Die Katze ist getigert, sie hat auf grau-braunem Grundton schwarze Streifen; der Kater ist pechschwarz, doch besitzt derselbe auf der rechten Brust einen großen weißen Fleck. Auf den ersten Blick scheinen beide Tiere völlig normal zu sein, doch bemerkt man bei näherem Zusehen, dass der Kater auf der linken Kopfseite ein Stummelohr hat, welches er, wie mit Sicherheit nachgewiesen wurde, mit auf die Welt gebracht hat. Ich habe mich davon überzeugt, dass keineswegs diesem Ohre, welches kaum halb so groß ist wie das andere, irgend welche Teile fehlen, dass dasselbe vielmehr einfach verkümmert ist. Es befanden sich nun in jedem Wurf dieses Katzenpaares (meist wurden fünf Junge geboren), stets einige anormale Junge, und zwar in der Mehrzahl der Fälle zwei. Letztere Tierchen hatten entweder auf der linken Kopf-

zur vollen Reife entwickelten Eichen eindringen. Wenn auch dadurch die Befruchtung der letztern noch nicht erfolgen kann, so sollen sie doch durch Aufnahme eines Keimes zu einer bestimmten männlichen Lebensform gelangen, die bei der später eintretenden Reife, Brunst und Befruchtung in dem Produkte in mehr oder weniger bedingtem Grade mit zur Ausprägung gelangt“. Nach dieser Auffassung, die eigentlich nur noch ein historisches Interesse beanspruchen kann, soll die wirkliche Befruchtung erst nach Eintritt der Eireife durch ein neues Spermatozoon erfolgen, während das in das unreife Ei bei der früheren Begattung eingedrungene alte Spermatozoon dem Ei in einer nicht näher erklärten Weise Eigenschaften des früheren Gatten mitgeteilt hätte.

seite ein Stummelohr oder einen Stummelschwanz oder Stummelohr und Stummelschwanz gleichzeitig. Sämtliche Männchen und sämtliche abnorme Tiere wurden sofort getötet, die normalen Weibchen aber aufgezogen und dann in der Nachbarschaft verschenkt. Da nun aber der Kater immer bösartiger wurde und zur Brunstzeit, in welcher beide Tiere stets eingeschlossen wurden, selbst auf seinen eigenen Herrn losging, wurde derselbe kastriert. Ich habe mich davon überzeugen können, dass thatsächlich beide Hoden völlig entfernt worden sind. Beiläufig erwähne ich, dass der Kater seit dieser Zeit überaus friedfertig und faul geworden ist und sich auch von Fremden streicheln lässt. Zumal, wenn seine frühere Gattin von einem deutschen Kater Junge gebärt, ist er recht verdrießlich, da zu dieser Zeit die Katze ihren früheren Gefährten recht schlecht behandelt. Nach der Kastrierung des Katers wurden übrigens von dem Besitzer des Katzenpaares nur ausgewählte ganz tadellose deutsche Kater zur Katze zugelassen. Merkwürdiger Weise hat nun diese Katze in jedem Wurf nach wie vor stets einige anormale Tiere mit Stummelohr oder Stummelschwanz oder Stummelohr und Stummelschwanz gehabt. Bis zum Sommer 1894 waren in keinem Wurf dieser Katze (die wir fernerhin mit *m* bezeichnen wollen) alle Junge normal. Im eben geschilderten Falle schien ein völlig einwurfsfreies Beispiel von Telegonie vorzuliegen, doch wurde ich sehr bald durch folgenden Befund stutzig gemacht. Bei meinen Nachforschungen über die verwandtschaftlichen Verhältnisse und die Ahnenreihe der Katze *m* und des Katers (den wir fernerhin mit *n* bezeichnen wollen) eruierte ich zunächst, dass eine normale Tochter der Katze *m* mit einem normalen deutschen Kater einmal in einem Wurf ein völlig rotes Männchen mit Stummelohr (auf der linken Kopfseite) und Stummelschwanz gehabt hatte. Es musste mir da sofort der Gedanke kommen, dass diese Abnormitäten des jungen Katers mit der des kastrierten Katers *n* in gar keinem direkten Zusammenhang zu stehen brauchen, dass diese Eigentümlichkeiten vielmehr durch die Mutter und Großmutter (Katze *m*) vererbt sein konnten, ohne bei diesen Tieren selbst zur Entfaltung gekommen zu sein (latente Vererbung). Da nun die Ahnen der Katze *m* und des Katers *n* in derselben Familie aufgezogen waren, konnte folgendes festgestellt werden. Die Mutter der Katze *m* (die wir fernerhin mit *x* bezeichnen wollen) hatte einen typischen Stummelschwanz, aber kein Stummelohr; sie war in der Färbung ihrer Tochter *m* völlig gleich. Diese Katze *x* war nun zuerst durch einen roten Kater *r* belegt worden, der Stummelohr und Stummelschwanz gleichzeitig besaß. Dies Paar hatte nur einmal Junge, die sämtlich sofort nach ihrer Geburt getötet wurden; kurz nachher starb auch der rote Vater. Nun wurde die Katze *x* mit einem jüngeren Bruder des roten Katers gepaart. Letzterer Kater, den wir mit *y* bezeichnen wollen, war pechschwarz und völlig normal. Es stammte

somit die tunesische Katze *m* von einem normalen Vater (Kater *y*) und einer stummelschwänzigen Mutter (Katze *x*) ab. Die beiden Eltern der Katze *x* einerseits und die beiden Eltern des roten Katers *r* und seines schwarzen Bruders *y* andererseits, waren aber blutsverwandt und gehörten einer Familie an, in welcher nachgewiesener Weise Stummelohr und Stummelschwanz häufig beobachtet worden sind. Diese gesamte Familie leitet aber ihren Ursprung von einem Katzenpärchen her, welches der Besitzer der beiden tunesischen Katzen *m* und *n* selbst vor langen Jahren in einem hohlen Baume bei Tunis aufgefunden und aufgezogen hatte. Die beiden damals noch sehr jungen Geschwistertiere waren von ihrer Mutter, die getötet oder vertrieben war, verlassen worden.

Nachdem ich nun alles, was ich über die Vorfahren der tunesischen Katzen *m* und *n* erfahren konnte, mitgeteilt habe, will ich, ehe ich zu einer Erklärung des Falles schreite, noch einige Beobachtungen über die Nachkommen der Katze *m* mit deutschen Katern anführen.

Bereits oben erwähnte ich, dass eine normale Tochter der Katze *n* mit einem normalen deutschen Kater einmal einen roten Kater, der Stummelohr und Stummelschwanz gleichzeitig besaß, erzeugte. Als ich eben mein Manuskript abschicken wollte, zeigte mir eine Frau, welche eine andere Tochter der Katze *m* zu Geschenk bekommen hatte, zwei stummelschwänzige junge Kätzchen, die von dieser normalen Katze mit einem normalen deutschen Kater gezeugt waren. Diese beiden Tierchen waren wie ihre Mutter und ihre Großmutter graubraun mit schwarzen Streifen. Leider misslang mein Versuch die Tiere aufzuziehen, sie starben sehr bald.

Was die Katze *m* anbetrifft, die stets in jedem Wurf einige anormale Tiere gehabt hatte, so soll dieselbe im Juni vorigen Jahres (1894) einmal einen Wurf gehabt haben, in welchem alle Junge normal gewesen wären. Ich habe die Tiere sofort nach der Geburt besichtigt, und ich konnte thatsächlich feststellen, dass die jungen wirklich alle normal waren, es waren aber nur drei Exemplare, nämlich drei Weibchen, von denen eines die graubraune Farbe der Mutter mit schwarzen Streifen hatte, während die beiden Schwestern pechschwarz waren, aber merkwürdigerweise wie der kastrierte Kater *n* einen weißen Fleck auf der rechten Brust besaßen. Ich sprach zuerst meine Verwunderung über die geringe Zahl der Jungen aus und erfuhr dann durch ein energisches Verhör der Dienerschaft, dass die Katze *m* in Wirklichkeit wieder fünf Junge geboren hatte, von denen sie zwei erdrückt und aus ihrem Korb herausgeworfen hätte. Ob diese beiden Tierchen normal gewesen sind, konnte leider nicht festgestellt werden, da die Dienerschaft auf die toten Tierchen nicht näher geachtet hatte.

Inbetreff der eigentümlichen Uebereinstimmung in der Färbung der beiden schwarzen Jungen der Katze *m* mit der des kastrierten Katers *n*

519
kann ich nun folgende Aufklärung geben. Als ich in denselben Tagen in einem Hause der Nachbarschaft einen mir zum Verkaufe angebotenen Hühnerhund besichtigte, bemerkte ich im Hofe eine grauweiße Katze, welche einige pechschwarze Junge unter sich liegen hatte, die ebenfalls weiße Male auf der rechten Brust erkennen ließen. Da mir nun versichert wurde, dass der Kater, welche diese grauweiße Katze während der Brunstzeit häufig besucht habe, pechschwarz sei und einen weißen Fleck auf der rechten Brust habe, lag der Verdacht nahe, dass derselbe Kater auch die tunesische Katze *m* belegt haben könnte. Der Besitzer der tunesischen Katzen teilt mir auch auf mein Befragen mit, dass der Kater, welchen er bei der letzten Brunstzeit zu der Katze *m* zugelassen habe, in der That pechschwarz gewesen sei und eine gewisse Ähnlichkeit mit dem kastrierten Kater *n* gehabt habe, ob derselbe aber auch einen weißen Fleck auf der rechten Brust gehabt habe, konnte er nicht mit Sicherheit angeben. Es ist nun möglich, dass durch eine der verschenkten Töchter der Katze *m* und des Katers *n*, bevor derselbe kastriert wurde, die schwarze Farbe und das charakteristische weiße Mal der rechten Brust dieses Katers *n* wiederum auf einen jungen Kater vererbt worden ist, der dann sowohl die grauweiße deutsche Katze als auch die tunesische Katze *m* (seine Großmutter) belegt hat. Dass es sich hier aber ebensogut um ein zufälliges Zusammentreffen in der Färbung handeln kann, ist keineswegs ausgeschlossen. Ich habe den in Rede stehenden schwarzen deutschen Kater häufig beobachten können, doch kam ich dem herrenlosen, sehr scheuen Tiere nie so nahe bei, dass ich mit Sicherheit entscheiden konnte, ob sich das weiße Mal der rechten Brust genau auf derselben Stelle befindet, wie bei dem kastrierten Kater *n* und den Jungen aus dem letzten Wurf der Katze *m* und denen der grauweißen deutschen Katze.

Da ich keine weiteren Beobachtungen mitzuteilen habe, will ich in Kürze das Gesamtergebnis der Untersuchung, die, wie der Leser erkannt haben wird, nicht wenig Geduld und Mühe erfordert hat, besprechen.

Von einer Telegonie kann bei der tunesischen Katzenfamilie *m* und *n* absolut keine Rede sein, da nachgewiesen wurde, dass der Kater *n* mit seinem Stummelohr bei der Vererbungsfrage gar nicht direkt in Betracht kommt. Es ging dies allein schon aus dem Umstande hervor, dass eine normale Tochter der Katze *m* mit einem normalen deutschen Kater ein Junges zeugte, welches wie ein Vorfahre seitlicher Linie (der Kater *r*) rot war und wie dieser gleichzeitig Stummelohr und Stummelschwanz besaß. Wie ich aber oben betonte, sind die Nachkommen dieses roten Katers *r* (erster Mann der Katze *x*) sämtlich sofort nach der Geburt getötet worden, so dass dieser rote Ahn bei der Beurteilung der Vererbungsfrage ebenfalls außer acht gelassen

werden muss. Es handelt sich im vorliegenden Falle einfach um eine erbliche Belastung einer Katzenfamilie mit der Tendenz zu Stummelohr und Stummelschwanz. Wenn auch diese Familieneigentümlichkeiten nicht bei allen Mitgliedern der verschiedenen Generationen zur Ausbildung gekommen sind, so sind doch die Anlagen durch äußerlich völlig normale Weibchen auf einige der Kinder übergegangen (latente Vererbung). Die Hartnäckigkeit, mit welcher diese Eigentümlichkeiten immer wieder aufs Neue auftraten, wird man wohl mit Recht auf die lange Zeit hindurch erfolgte Inzucht in dieser erblich belasteten Katzenfamilie zurückführen.

Zu welchen Trugschlüssen hätte nun der eben beschriebene Fall Anlass geben können? Hätte ich über die Ahnen des tunesischen Katzenpaares *m* und *n* nichts erfahren und wäre mir die Geburt des roten Enkelkinds der Katze *m* mit seinem Stummelohr und Stummelschwanz unbekannt geblieben, hätte der Fall als ein bewiesenes Beispiel von Telegonie gelten können, da die Jungen der Katze *m* mit deutschen Katern immer wieder Merkmale erkennen ließen, wie sie der kastrierte Kater *n* besaß. Wenn ferner der normalen Katze *m*, die, wie mehrfach betont wurde, in jedem Wurf einige anormale Junge hatte, oder wenn der normalen Tochter derselben, welche den roten Kater geboren hat, mit Absicht oder durch Zufall das linke Ohr oder der Schwanz verkürzt worden wäre, hätte man ohne Kenntnis der erblichen Belastung der Familie von einer Vererbung einer Verletzung gesprochen.

Wenn nun schon bei solchen Säugetieren, die bald geschlechtsreif werden und durch eine ganze Reihe von Generationen hindurch sorgfältig kontrolliert werden können, bei angeblichen Fällen von Telegonie oder auch Vererbung von Verletzungen der wirkliche Thatbestand meist nur mit Mühe festgestellt werden kann, sollte man doch in der Beurteilung solcher Fälle beim Menschen besonders vorsichtig sein, da hier alle auf die Vererbungsfragen bezüglichen Gesichtspunkte ungleich schwieriger eruiert werden können. Ich brauche kaum darauf hinzuweisen, dass in sehr vielen Familien gewisse „Eigentümlichkeiten“ teils harmloser, teils bösartiger Natur erblich sind, ohne aber bei allen Mitgliedern zur sichtbaren Ausbildung zu kommen. Es verraten bekanntlich häufig ganze Generationen nichts von den für die betreffende Familie charakteristischen Eigentümlichkeiten, und dann treten dieselben wieder in einer andern Generation bei einem oder mehreren der Nachkommen in ganz eklatanter Weise auf. Wenn nun aber solche Familieneigentümlichkeiten, zumal wenn sie völlig harmloser Natur sind, einmal in einer ganzen Generation nicht beobachtet wurden, können sie nur zu leicht in Vergessenheit geraten und dann, wenn sie plötzlich in einer späteren Generation auffallen, als völlig neue angesehen werden. Bei einer etwaigen Nachforschung werden zudem der Regel nach außer den Geschwistern nur die direkten

Vorfahren, also die Eltern, und wenn möglich die Großeltern väterlicher und mütterlicher Seite in Betracht gezogen; schon bei den Urgroßeltern scheitern die Nachforschungen durchgängig. Die Verwandten der Seitenlinien z. B. die Geschwister beider Eltern oder die der Großeltern und Urgroßeltern väterlicher und mütterlicher Seite werden dagegen in fast allen Fällen ignoriert, und bei diesen Verwandten der Seitenlinien ist gerade oft der Schlüssel des Rätsels zu finden. Es werden eben vielfach Anlagen vererbt, die nur unter bestimmten, meist nicht näher zu ergründenden äußeren Einflüssen oder beim Zusammen treffen mit bestimmten Vererbungstendenzen, die in dem Individuum des andern Geschlechts lagen, auch wirklich zur sichtbaren Ausbildung gelangen. Zu einer wirklich genügenden Beurteilung bestimmter Vererbungsfragen beim Menschen gehören Vorbedingungen, die in den meisten Fällen gar nicht erfüllt werden können, da fast stets durch Ableben einer bestimmten Zahl von Familienangehörigen, die unbedingt mit hätten untersucht werden müssen, die ganze Frage einfach unentschieden bleibt. Handelt es sich beispielsweise um eine angebliche Vererbung einer Verletzung oder Verstümmelung, so genügt es sicherlich nicht, nur den Nachweis zu liefern, dass an derselben Stelle bei einem Kinde ein angeborenes Mal aufgetreten ist, an welcher einer der Eltern in Folge einer Verletzung eine Narbe zurückbehalten hat. Es muss da zuerst bewiesen werden, dass niemals in der betreffenden Familie ein solches angeborenes, nachher aber vielleicht in Vergessenheit geratenes Mal schon einmal früher aufgetreten ist. Ein solcher Nachweis dürfte aber recht schwierig sein. Ich will übrigens keineswegs in Abrede stellen, dass gewisse Eigentümlichkeiten bei einem Kinde völlig neu auftreten können, die sicherlich niemals in der betreffenden Familie früher zur Beobachtung gekommen sind; solche neu auftretenden Eigentümlichkeiten sind durch bestimmte Variationen in der Molekularstruktur des Keimplasmas bedingt; weshalb aber in dem feineren Bau des Keimplasmas derartige Variationen auftreten, entzieht sich natürlich unserer Beobachtung. Ich möchte ferner darauf hinweisen, dass hin und wieder von Kindern auch Eigentümlichkeiten mit auf die Welt gebracht werden, welche völlig unabhängig vom Keimplasma entstanden sein können. Während der Schwangerschaft kann das befruchtete Ei oder der Embryo durch äußere Einflüsse wichtige Veränderungen erfahren, die das Kind mit auf die Welt bringt, die aber nicht ererbt sind und auch nicht weiter vererbt werden (z. B. Abschnürung eines Gliedes durch die Nabelschnur). Angeboren ist mit vererbt ebensowenig identisch als vererbt mit angeboren. Es können sehr gut Eigentümlichkeiten vererbt werden, die nur der Anlage nach bei dem neugeborenen Kinde vorhanden sind, dass dieselben aber im Laufe des Lebens dieses Kindes wirklich zur sichtbaren Entfaltung kommen, ist nicht unbedingt nötig. Da nun in letzter Zeit

von Hegar [6] diese und ähnliche Fragen eingehender diskutiert wurden, möchte ich es nicht unterlassen hier auf diese höchst interessante Arbeit des berühmten Freiburger Gynäkologen zu verweisen¹⁾.

Ich habe selbst in einem früheren Aufsätze [7] einige von mir beobachtete Fälle von scheinbarer Vererbung von Verletzungen kritisch besprochen und unter anderen auch über eine scheinbare Vererbung

1) Hegar spricht sich über diesen Punkt wie folgt aus: „Man hatte bis in die neuere Zeit alle Eigenschaften der Frucht am Ende der Schwangerschaft als ererbt angesehen, so dass das Wort mit angeboren gleichbedeutend war. Alles war dem Kind bis zur Niederkunft von den Eltern vererbt worden. Diese hatten es zuerst besessen. Doch ging nicht Alles, was die Eltern besaßen, auf das Kind über, insbesondere nicht alle Gebrechen und Krankheiten, so dass man diese als erbliche und nicht erbliche unterschied. Auch wurden verschiedene Grade der Erbllichkeit angenommen. Nach der neueren Definition gilt als vererblich nur das, was vermöge der Architektur des Keimplasmas und vermöge der es zusammensetzenden chemischen Baustoffe auf die Nachkommen übertragen wird. Nur dadurch kann eine Wiederholung des elterlichen Banes im Kind, die Vermischung der elterlichen Eigenschaften und die Durchsetzung mit solchen weiter zurückliegender Vorfahren bedingt sein (Weismann, Die Allmacht der Naturzüchtung, S. 94). Zwei Attribute gehören also zu dieser Begriffsbestimmung: Uebergang der Eigenschaften von Vorfahren auf Nachkommen vermöge der besonderen Architektur des Keimplasmas, und Gleichheit dieser Eigenschaften, oder wenigstens eine Resultante aus den Eigenschaften des Vaters, der Mutter und der Vorfahren. Vieles, was man früher als ererbt bezeichnet hat, kann hiernach nicht mehr so genannt werden, wie die Eigenschaften, welche einer Einwirkung auf den Fötus während der Schwangerschaft ihre Entstehung verdanken; auch die, deren Ursprung etwa durch Gifttransport mittels der Keime auf das zu befruchtende Ei zu Stande kommen. Entstehen Zustände der Lebensschwäche und geringer Körperentwicklung bei der Frucht infolge von überstandenen Krankheiten, Ausschweifungen oder zu ärmlicher Lebensweise der Eltern, so ist dies nicht ererbt, weil es sich durch einfach herabgesetzte Ernährung des Keims erklären lässt, ohne dass dessen Architektur modifiziert worden ist. Sehen wir bei Vergiftung des Vaters mit Alkohol, Metallsalzen, Spaltpilzen am Kinde Zustände ähnlich denen des Vaters, welche einer Keimvariation zugeschrieben werden müssen, so ist dies doch nicht ererbt. Jene Gifte haben den elterlichen Organismus nur als Straße benützt, um bis zum Keim zu gelangen. Der elterliche Organismus und der Keim sind durch eine und dieselbe Schädlichkeit getroffen, und in beiden sind dadurch Veränderungen hervorgerufen worden, aber diese Veränderungen stehen unter sich in keinem Kausalzusammenhang. Hat der elterliche Organismus Eigenschaften erworben, welche, mit Veränderungen im Blut, den Säften, Geweben und in der Innervation verbunden, Keimvariationen bedingen, und sind auch besondere Eigenschaften der Frucht die Folgen davon, so kann hier doch nicht von Vererbung die Rede sein. Der Eigenschaft der Eltern, welche die Veränderung im Keim hervorrief, entspricht keine gleiche Eigenschaft des Kindes. Das Keimplasma kann durch erworbene Veränderungen des elterlichen Körpers wohl auch verändert werden, aber nicht in der Weise, dass die Eigenschaft der Eltern sich im Kind wiederholte“.

einer durch einen Säbelhieb herrührenden Narbe, eines sogenannten Schmisses, berichtet. Der Fall beanspruchte ein besonderes Interesse, als die betreffende Narbe sich von einem Manne auf die Tochter und von dieser wieder auf einen Sohn vererbt haben sollte. Der Sachverhalt war in Kürze folgender: Es hatte eine Dame und einer ihrer Söhne genau an derselben Stelle derselben Wange einen angeborenen roten Streifen, an welcher der Vater der Dame einen gewaltigen Säbelhieb erhalten hatte. Ich konnte infolge des schon seit Jahren erfolgten Ablebens des alten Herrn nicht feststellen, ob derselbe vielleicht schon von Geburt an ebenfalls einen solchen roten Streifen besessen hat, der allmählich in Vergessenheit geraten ist, zumal infolge des Säbelhiebes die sehr auffallende Narbe zurückblieb, die Frau des betreffenden Herrn hat auf jeden Fall auf ihrer Wange keinen derartigen Streifen besessen. Es ist nun keineswegs ausgeschlossen, dass bei den Verfahren des alten Herrn oder bei denen seiner Frau bereits dieser rote Streifen aufgetreten ist. Es ist aber auch möglich, dass dieser rote Streifen bei der Tochter des Herrn völlig neu infolge irgend welcher Variation des Keimplasmas entstanden ist und sich auf eines der Kinder, einen Sohn, vererbt hat. Dass nun ein solches neues Mal des Gesichtes gerade an einer Stelle zur Anschauung kommen kann, an welcher der Vater die Narbe eines Hiebes zurückbehalten hat, ist nicht so undenkbar, da derartige Mensurerinnerungen oft in größerer Zahl das Gesicht schmücken. So interessant alle derartigen Fälle auch sein mögen, so fehlt ihnen gerade die Hauptsache, nämlich die Beweiskraft, und zur Entscheidung wichtiger wissenschaftlicher Fragen gehören einwurfsfreie Belege, aber keine Erzählungen.

Zoologisches Institut der Universität Freiburg. Januar 1896.

Litteratur-Verzeichnis.

- [1] Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, I. Band; übersetzt von V. Carnus, 1873.
- [2] Herbert Spencer, The inadequacy of „Natural Selection“. Reprinted from the Contemporary Review 1893.
- [3] Settegast, Die Züchtungslehre. Breslau 1878.
- [4] Weismann, a) Das Keimplasma. Jena 1892.
b) Die Allmacht der Naturzüchtung, 1893.
- [5] Romanes, „The Spencer-Weismann Controversy“ in the Contemporary Review, Nr. 331, July 1893.
- [6] Hegar, Der Geschlechtstrieb. Stuttgart 1894.
- [7] O. vom Rath, Kritik einiger Fälle von scheinbarer Vererbung von Verletzungen. Berichte der naturf. Gesellsch. zu Freiburg, Bd. VI, Heft 3; abgedruckt im Biolog. Centralblatt, Bd. XIII, Nr. 3; übersetzt von Henry B. Ward (University of Nebraska, Lincoln), in „The American Naturalist“, Vol. XXVIII, January, 1894.

Nachträgliche Bemerkungen über die Schlangenzeichnung.

(Zu J. Zennek's Arbeit über die Anlage der Zeichnung und deren physiologische Ursache bei Ringelnatter-Embryonen.)

Mit Freuden ist die erste (in der Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 58, 3. Heft, S. 364 erschienene) Arbeit zu begrüßen, welche histologisch und physiologisch die Zeichnung von Reptilien einer Untersuchung unterzieht, und die von dem Verfasser gewonnenen Resultate sind als geradezu grundlegend für fernere Untersuchungen auf diesem Gebiete zu betrachten. Als wesentlichstes Ergebnis dieser Untersuchung ist die Auffindung der Thatsache anzusehen, dass die Zeichnung bildende Pigment Blutbahnen folgt und dort eben in Form von Flecken sichtbar wird, wo diese Blutgefäße in den äußersten Schichten der Cutis endigen, und dass, nachdem diese Blutgefäße mit längsverlaufenden Venen in Verbindung stehen, diese Flecken auch in Längsreihen angeordnet sind.

Wenn ich mir nun nicht versagen kann, einige Bemerkungen über diese Arbeit zu machen, so geschieht dies deswegen, weil der Verfasser, welcher (nachdem schon Eimer nur eine sehr geringe Zahl von Formen vergleichend untersucht hatte) nur die Ringelnatterzeichnung in den Bereich seiner Untersuchungen gezogen hat, von vergleichenden Untersuchungen der Zeichnung nicht viel zu halten scheint.

Infolgedessen macht er verschiedene Bemerkungen, welche deutlich beweisen, dass er sich nicht die Mühe genommen hat, andere Schlangen als die gemeine deutsche Ringelnatter überhaupt anzusehen, und dass er dies für vollkommen genügend erachtet hat, um meine auf vergleichende Untersuchung mehrerer Hundert Schlangenarten in Tausenden von Exemplaren (und in den verschiedensten Altersstufen und Varietäten) gegründeten Ergebnisse durch seine Ringelnatterarbeit in den Grund zu bohren.

Beginnen wir mit dem ersten Vorwurf, den mir Herr Fennek macht: er meint nämlich, dass die Einführung meiner Bezeichnung der Fleckenreihen u. dergl. zwecklos und verwirrend sei, da ja schon die Eimer'sche Bezeichnung existiere.

Ja, weiß denn der Verfasser gar so bestimmt, dass die Eimer'schen Namen sich mit den meinigen decken? Kann er das vielleicht schon aus der Zeichnung der Ringelnatter-Embryonen allein erkennen?

Wenn er auf S. 391 bemerkt: „Nach allem, was wir über den Zusammenhang zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung der Ringelnatterzeichnung wissen, ist man allerdings berechtigt, daraus Schlüsse auch für die phylogenetische Entstehung der

Ringelnatterzeichnung zu ziehen, nicht aber dazu, sie auch auf die anderen Schlangen oder gar noch auf die Eidechsen auszudehnen“, so muss man sich fragen, wer denn das gethan hat? Ich habe gewiss nicht aus der Ringelnatterzeichnung allein meine Schlüsse gezogen, aber ob der Verfasser nicht zu weit geht, wenn er auf Grund seiner Untersuchungen die Eimer'schen und meine Bezeichnungen für identisch hält, das ist eine Frage, die ich nicht zu verneinen wage.

Abgesehen davon, dass meine Untersuchungen ja bekanntlich ursprünglich von den Schlangen ausgingen, ich daher auch nicht berechtigt war, die Eimer'schen Lacertidenbezeichnungen ohneweiters auf die Schlangen anzuwenden, unterliegt es keinem Zweifel, dass die Streifen der Eimer'schen Bezeichnung durchaus nicht immer dieselben sind, dass durch letztere zwar die Lage der Streifen oder Fleckenreihen angedeutet wird, aber durchaus nicht die Homologie. Es ist z. B. zwar die Zeichnung von gewissen Geckoniden, von *Uroplatus* und *Pygopus* homolog, aber ohne mit der der anderen Eidechsen etwas zu thun zu haben. Nach Eimer wäre dies aber alles eins, wenn es nur gleichviel Streifen auf demselben Fleck sind, gleichgiltig ob die Zeichnung mehrmals selbständig entstanden ist, oder ob sich die Kontinuität der Zeichnung durch eine ganze Gruppe verfolgen lässt.

Was die Angabe betrifft, dass die Flecken der Ringelnatter primär seien, so geht diese von der ganz unbegründeten Ansicht aus, dass die Ringelnatter überhaupt gefleckt sein müsse; und der Verfasser scheint nach seinen Mittheilungen überhaupt nur normale deutsche Ringelnattern gesehen zu haben und andere Formen von *T. natrix*, geschweige denn andere *Tropidonotus*-Arten, nicht zu kennen.

Andernfalls würde er wissen, dass bei der südlichen var. *persa* der Ringelnatter, und zwar nicht nur bei kleinasiatischen, griechischen und dalmatinischen Stücken, sondern auch bei solchen aus unserer Gegend (Kärnthen, Steiermark, Niederösterreich, Mähren) die Streifenzeichnung ganz allein, ohne Fleckenzeichnung sehr häufig auftritt, und dass in diesen Fällen die Embryonen ebenfalls keine Spur der Flecken, wohl aber die Streifenzeichnung aufweisen. Und dass die südliche gestreifte Form der Ringelnatter mit den gestreiften *Tropidonotus*-Arten¹⁾ des indomalayischen Verbreitungszentrums nähere Beziehungen aufweist als die deutsche, daran kann eben nur Jemand zweifeln, der andere Formen der Ringelnatter nicht kennt.

Daher klingt es etwas komisch, wenn der Verfasser auf S. 391 behauptet, dass „meine Ausführungen über die Natternzeichnung durchaus nicht das Richtige treffen. Also er hält sich für be-

1) namentlich dem nahe verwandten *T. parallelus* Blng. (Cat. Snakes I, p. 223, Taf. XIII, Fig. 2).

rechtigt, auf Grund der Untersuchung einer einzigen Form einer einzigen Art (die auch noch dazu phylogenetisch von durchaus keiner solchen Bedeutung ist, dass man von dieser Untersuchung aus weitere Schlüsse ziehen könnte) ein derartiges Urteil zu fällen. Und das noch dazu, nachdem er einige Zeilen vorher behauptet hat, dass man aus der ontogenetischen Entwicklung der Ringelnatterzeichnung keine Schlüsse auf die der anderen Schlangen zu ziehen berechtigt sei. Dass mir daraus, dass ich in meinen Arbeiten über die Wirbeltierzeichnung wiederholt Irrtümer begangen habe, was in einem sozusagen neuen Gebiete der Zoologie und bei der Unmasse von untersuchten, oft sehr unklaren und verwirrenden Formen wohl erklärlich und von mir nie gelehnet worden ist, ein Vorwurf gemacht werden würde, hätte ich nur von Jemand erwartet, dem die Ringelnatter das Alpha und Omega der Schlangenkunde bedeutet. Ich glaube meine Ansichten über die Reptilienzeichnung wenigstens im 3. Teile meiner Untersuchungen über die Wirbeltierzeichnung deutlich genug ausgedrückt zu haben, und es wäre dem Verfasser sehr zu raten, vor einer weiteren Arbeit über dieses Thema auch vergleichend Formen zu studieren und außer der seit Rathke immer und immer wieder ausschließlich untersuchten Ringelnatter auch einmal eine andere Schlange z. B. die Kreuzotter oder wenigstens eine andere Natter in den Bereich seiner Untersuchungen zu ziehen.

Aus dem Schlusspassus: „Es ist aber durchaus nicht ausgeschlossen, dass . . . etc.“ ergibt sich aber auch, dass der Verfasser die Bezeichnung „sekundär“ ganz anders anwendet als ich. Er nennt auch das sekundär, wenn aus der Streifenzeichnung (nach der Eimer'schen Ansicht jedenfalls durch Zerreißen der Streifen) Flecken hervorgehen, so dass man dann nur Streifen oder Flecken sieht. Ich aber nenne die Fleckenzeichnung nur dann sekundär, wenn die Flecken ganz neu auf der Area der Längsstreifen entstehen, die dabei vollständig erhalten bleiben.

Wenn Verfasser meint, dass bei Schlangenembryonen keine Längsstreifung vorkomme, so ist dies um so leichter als irrig zu widerlegen, als gerade bei einer gemeinen mitteleuropäischen Schlange, nämlich *Coronella austriaca*, die Embryonen schon in den frühesten, überhaupt gezeichneten Stadien häufig sehr deutlich längsgestreift sind; und ebenso wäre er sehr im Irrtum, wenn er wirklich etwa diejenigen Eidechsenformen, deren Zeichnung Eimer beschrieben hat, für die Stammeltern der Schlangen ansähe.

Dr. F. Werner.

Felix Plateau's Beobachtungen und Versuche über die Schutzmittel von *Abraxas grossulariata*.

Die auffällige Erscheinung, dass zahlreiche Insekten in Gestalt oder Farbe anderen Gegenständen, namentlich Pflanzenteilen oft zum Verwechseln gleichen, sucht man bekanntlich dadurch zu erklären, dass man diese Aehnlichkeit als einen bedeutsamen Faktor im Kampfe ums Dasein, nämlich als ein Mittel auffasst, durch welches die betreffenden Tiere vor den Nachstellungen ihrer Feinde geschützt seien. Es ist nicht zu verkennen, einen wie hohen Grad von Wahrscheinlichkeit diese Anschauung besitzt; andererseits darf man aber nicht übersehen, dass eine exakte Wissenschaft sich mit dem Zusammentragen der möglichen Fälle und dem Aufstellen einer dieselben erklärenden Theorie nicht begnügen darf, sondern eine experimentelle Prüfung verlangen muss. Das Experiment allein vermag über den Wert einer Hypothese zu entscheiden. Es genügt nicht, wenn auch mit dem Schein größten Rechtes, zu behaupten: eine Raupe, welche einem Zweige ähnelt, ist dadurch geschützt; man muss vielmehr durch den Versuch feststellen, wie sich insektenfressende Tiere einer solchen zweigähnlichen Raupe gegenüber verhalten, und prüfen, ob sie sich wirklich täuschen lassen oder nicht¹⁾.

Im Gegensatz zu der vorerwähnten „Schutzfärbung bez. Schutzgestaltung“ zahlreicher Insektenarten steht die Erscheinung, dass Raupen wie die von *Abraxas grossulariata* helle Farben tragen, durch die sie doch gerade die Augen ihrer Feinde auf sich ziehen müssten. Wallace (1867) hat diese scheinbare Abweichung in das allgemeine Gesetz durch die Annahme einzureihen gesucht, dass solche Raupen einen schlechten Geschmack besäßen und durch ihre grelle Farbe die insektenfressenden Tiere vor dem Genuss warnten; zugleich aber Jenner-Weir angeregt, hierauf bezügliche direkte Versuche anzustellen. Derselbe legte einer Reihe von in einem Käfig vereinigten Vogelarten (Rotkehlchen, Gold- und Rohrammer, Dompfaffe, Fink, Kreuzschnabel, Singdrossel, Baumpieper, Zeisig, Flachs-Zeisig) verschiedenartige Raupen vor und erfuhr zunächst, dass die Vögel glatte und dunkelfarbige Raupen, welche Zweigen ähneln (Geometriden) oder die grüne Farbe der Blätter tragen, gierig verzehrten. Wir dürfen dieser Beobachtung, welche die Schutzgestaltung und Schutzfärbung als unwirksam erwies, vor der Hand nicht zu großes Gewicht beilegen, da ja die Versuche nicht unter den Verhältnissen des Naturlebens stattfanden. Dagegen ist von Bedeutung für uns die weitere

1) Vergl. hierzu die Bemerkung in meiner Abhandlung „über den Helligkeits- und Farbensinn der Tiere“. *Biolog. Centralblatt*, VI, S. 490/491.

Beobachtung, dass die Vögel nicht nur, was uns einleuchtet, haarige und stachelige Raupen verschmähten, sondern hellfarbige Raupen wie die von *Abraxas* nicht einmal beachteten. Fernere von Butler (1869), Poulton (1887) und Beddard (1892) angestellte Untersuchungen stehen teils in Uebereinstimmung, teils in Widerspruch mit diesem letzten Ergebnis. Darnach verschmähten in- und ausländische Echsen (*Lacerta viridis*, *muralis*, *agilis*, *vivipara*, *Tarentola mauritanica*, *Zonitrus cordylus*, *Amphibolurus muricatus*) die Raupen von *Abraxas*; Frösche ergriffen sie wohl lebhaft, spieen sie aber durch völliges Herausschlagen ihrer Zunge sofort wieder aus; ausländische Vögel und Affen, wie sie der zoologische Garten von London beherbergt, sowie Kröten verzehrten sie dagegen mit Gier.

Diese Lage der Sache hat den Professor Plateau in Gent veranlasst, auch seinerseits Prüfungen vorzunehmen, und zwar mit Raupen von *Abraxas grossulariata*, die sich leicht in größerer Menge aufziehen lassen.

In dem Bericht ¹⁾ über seine Versuche tritt Plateau zunächst der leicht entstehenden Meinung entgegen, es gehorchten die Raupen, die uns in ihrem hellen Gewande so auffällig und schutzlos erscheinen, nicht auch in irgend einer Weise dem Instinkt, der die Schmetterlingslarven sonst antreibt sich zu verbergen. Er stellt fest, wie der nicht unterrichtete Beobachter an Johannisbeersträuchern vorübergehen kann, ohne die Raupen überhaupt wahrzunehmen. Dieselben sitzen im Mai, wenn sie erst halb erwachsen sind, am Rande der Blätter, den Ausbuchtungen derselben angeschmiegt, und ähneln mit der rötlichen Färbung ihrer Seitenteile auf eine gewisse Entfernung sehr gut den rötlichen Rändern, welche viele Blätter zeigen, während zugleich die zahlreichen schwarzen Flecke ihrer gelblich weißen Haut den Eindruck von Lücken oder Löchern hervorbringen. In weiter vorgeschrittener Jahreszeit trifft man sie auf der Unterseite der Blätter oder mit eingezogenem Kopf lang ausgestreckt an den Zweigen sitzend, und zwar stets in dem unteren dunkeln Teil des Strauches, sodass man sie erst entdeckt, wenn man sich bückt und das Gezweig von unten nach oben durchsucht. Schüttelt man den Strauch, so zeigt sich eine dritte Form, in der die Raupen Schutz suchen: sie lassen sich zur Erde fallen, rollen sich sofort zusammen und verharren minutenlang in dieser Lage, in welcher sie Vogetexkrementen gleichen.

Auch die Puppe zeigt das Bestreben sich zu schützen; sie ist mit einigen kaum sichtbaren Fäden an einem Zweige in dem dunkeln Teil des Strauches aufgehängt und gleicht in dem glänzenden Schwarz ihrer Hülle, das durch hellgelbe Ringel unterbrochen ist, einer Wespe, die sich in ähnlicher Weise schwarz und gelb trägt.

1) Mém. de la Société zoologique de France, VII, p. 375, 1894.

Die Versuche selbst erstrecken sich auf Reptilien, Amphibien, Spinnen, Lauf- und Schwimmkäfer.

Acht Schildkröten (*Cistudo europaea*), welche in dem cementierten Becken des Instituts für vergleichende Anatomie zu Gent gehalten wurden und ihren Geschmack für Insektennahrung schon mehrfach bekundet hatten, beachteten ihnen zugeworfene Raupen von *Abraxas* überhaupt nicht. Ein einziges Mal ergriff eine Schildkröte eine auf dem Boden des Beckens liegende Raupe, ließ sie aber sofort wieder fallen. Aehnlich verhielten sich *Coluber Aesculapii* und *Lacerta muralis*, die beide ihnen dargebotene Raupen nicht ansahen und ihnen in das Maul gesteckte sofort wieder ausspiesen.

Wurde Fröschen (*Rana temporaria*), welche im Garten des Forschers lebten und an Bewegungen von Menschen gewöhnt waren, eine Raupe zugeworfen, so wandten sie ihr den Kopf zu, rührten sich aber nicht, solange sie in zusammengerolltem Zustande ruhig liegen blieb. Sie griffen schnell zu, sowie sich das Tier entrollte und seinen Spannergang begann, schleuderten sie aber sofort wieder aus dem Munde heraus.

Weniger wählerisch zeigten sich Molche von der Art *Triton punctatus*, die in zahlreichen Exemplaren in einem Aquarium lebten. Sie griffen ihnen zugeworfene Raupen lebhaft an und versuchten minutenlang sie herunterzuschlingen, standen aber schließlich von dem erfolglosen Bemühen ab. Aehnlich verhielten sich Spinnen verschiedener Gattungen. Eine *Tegenaria domestica* lief, als mehrere Raupen in ihr Netz geworfen wurden, eilig auf eine derselben zu und versuchte sie zu beißen. Da ihr dies augenscheinlich nicht gelang, wandte sie sich einer zweiten zu, ohne mehr Glück zu haben. Sie kehrte nunmehr, da zudem die Raupen sich einrollten und tot stellten, langsam nach ihrem Trichter zurück und ließ sich aus demselben durch die später von neuem erfolgenden Bewegungen der Raupen nicht wieder herauslocken. Sie schien zur Genüge davon überzeugt zu sein, dass ihre Beißwerkzeuge nicht hinreichten, die Haut der Raupen zu durchschneiden. Weniger zähe erwies sich die Haut beim vollkommenen Insekt. *Agalea labyrinthica* vermochte zwar ein solches nicht auszusaugen, dagegen gelang das in vollkommenem Maße zahlreichen Exemplaren von *Tegenaria domestica* und *Epeira diadema*. Von einem schlechten Geschmack oder einer Giftigkeit der Raupen oder Schmetterlinge war hier nichts zu merken.

Noch deutlicher trat dies hervor bei den mit Laufkäfern (*Carabus auratus*) und Schwimmkäfern angestellten Versuchen.

Als 3 Raupen mit zwei Laufkäfern in einem Glasgefäß zusammengebracht wurden, griff der größere Käfer die größte der Raupen sofort an und verzehrte sie, ohne einmal abzulassen, im Laufe einer Stunde vollständig bis auf den Thorax. Nach mehreren Stunden

waren auch die anderen Raupen zum Teil verzehrt, sie hatten also mindestens einem der Käfer als Nahrung gedient.

Bei einem zweiten Versuche ergriffen zwei Käfer, die 18 Stunden lang gefastet hatten, dieselbe Raupe jeder an einem Ende und verzehrten sie in einer Stunde völlig bis auf mehrere Hautfetzen. Eine zweite Raupe vertilgten sie dann bis zum folgenden Morgen.

Bei einem dritten Versuche wurden zwei Käfern Schmetterlinge zugesellt, denen man durch gelindes Einkneifen des Brustkastens die Möglichkeit zu fliegen genommen hatte. Nach drei Stunden war der eine der letzteren vollständig aufgezehrt, nach abermals drei Stunden auch der zweite, am nächsten Morgen der dritte. Nur kleine Stückchen der Flügel blieben übrig.

Dytiscus marginatus und *D. dimidiatus* verzehrten ihnen ins Wasser geworfene Raupen ebenfalls in kurzer Zeit; sie zeigten sich ebenso wie die untersuchten Laufkäfer nach zwölf und mehr Stunden wohlauf, sodass irgend eine Giftigkeit der Raupen nicht zu erkennen war. Es wird dadurch der Vermutung Raum gegeben, dass im Naturleben Raupen, die durch eine Erschütterung von ihrem Strauch herabgeworfen werden, und Schmetterlinge, die sich bei ihrem schwankenden Flug auf den Erdboden setzen, hier leicht die Beute von Laufkäfern werden, ebenso wie die durch Windstöße in ein nahes Gewässer geschleuderten Schwimmkäfer zum Opfer fallen können.

Einen weiteren Beweis dafür, dass die Raupen von *Abraxas* für gewisse Tierklassen weder von schlechtem Geschmack noch schädlich sind, fand Plateau darin, dass von 51 im Mai und Juni gesammelten und aufgezogenen Raupen nur 29 sich zu vollkommenen Insekten entwickelten, während die 22 anderen (= 43%) von Ichneumoniden und Tachiniden heimgesucht waren, deren Larven sie zur Nahrung dienten.

Schließlich entschloss sich Plateau, um die Frage nach dem guten und schlechten Geschmack von *Abraxas* in der einfachsten Weise zu entscheiden, nach einigem Zögern dazu, eine Raupe selbst zu kosten. Und siehe da: dieselbe schmeckte weder ekelhaft noch scharf noch bitter noch sauer, sondern eher angenehm, schwach süßlich fast wie trockene Mandeln oder wie Kokosnuss. Auch die Puppe und der Schmetterling, die in Zwischenräumen von 8 Tagen gekostet wurden, hatten denselben Geschmack.

Somit ist die Theorie von dem schlechten Geschmack oder der Giftigkeit und von der „Warnfarbe“ der *Abraxas*-Raupen hinfällig geworden. Sie haben für die menschliche Zunge einen angenehmen und für mehrere Tierarten (insektenfressende Affen, ausländische Vögel, Kröten, Lauf- und Schwimmkäfer, Larven von Wespen und Fliegen), die sie verzehren, sicherlich keinen unangenehmen Geschmack. Für Molche und Spinnen scheint ihre Haut zu

zähle zu sein; wie aber soll man sich erklären, dass inländische Vogelarten, Eidechsen und Frösche sie verschmähen? Plateau selbst sagt: „Ich ziehe es vor klar und deutlich zu sagen, dass ich es zur Zeit nicht weiß, statt Theorien an Stelle anderer Theorien zu setzen.“

Tiebe (Stettin).

Friedrich Rohde, Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten.

Mit einem Vorworte des Herrn Professor Binswanger in Jena.

8. X u. 149 S. Jena. Gustav Fischer. 1895.

Die theoretischen Anschauungen über Vererbung spielen nicht nur eine wichtige Rolle bei der Erklärung pathologischer Erscheinungen, sondern die Thatsachen der Pathologie sind auch geeignet, Licht auf die Vererbungslehren zu werfen. Herr R. hat es daher unternommen, erstere übersichtlich zusammenstellen, um zunächst zu ermitteln, was von ihnen für die Pathologie nutzbar zu verwerten ist. Ursprünglich beabsichtigte er auch, in einem zweiten Teil seiner Arbeit an der Hand von Krankenbeobachtungen aus der Landesirrenanstalt zu Jena die Frage zu erörtern, wie weit die biologischen Forschungsergebnisse mit den psychiatrisch-klinischen Erfahrungen sich vereinigen lassen. Doch ist indessen dieser zweite Teil einer späteren Veröffentlichung vorbehalten.

So ist also die vorliegende Arbeit eine kritisch-referierende. In 5 Abschnitten mit den Ueberschriften: 1) Ueber die Vererbung (im engeren Sinne), 2) Die vererblichen Veränderungen (Variation, Variabilität), 3) Vererbung und Variation unter pathologischen Bedingungen, 4) Zur Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten, 5) Zusammenfassung, werden alle bedeutenderen Arbeiten und Theorien von Darwin's Pangenesis bis zu den neuesten Veröffentlichungen ausführlich dargelegt und gewürdigt, häufig unter wörtlicher Anführung der wichtigsten Stellen. In der Zusammenfassung wie im Tenor des Ganzen stellt sich der Verf. fast ganz auf den Weismann'schen Standpunkt, indem er annimmt, dass erworbene Charaktere niemals vererbt werden, wohl aber oft Abänderungen in der Struktur des Keimplasmas verursachen können, welche für die Entstehung von Keimesvariationen (auch pathologischen) von Wichtigkeit sind. Im Anschluss an Griesinger besonders betont er dann, speziell für das Entstehen psychischer Störungen die Wichtigkeit der Disposition und nimmt an, dass gerade diese, durch Keimesvariation entstanden, in der Regel vererbt werde. P.

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Mai 1895.

Nr. 9.

Inhalt: Birge, On the vertical distribution of the pelagic crustacea of lake Mendota, Wis., during July, 1894. — Luciani, Ueber Ferrier's neue Studien zur Physiologie des Kleinhirns. — Kocks, Kann ein zu einem Eisklumpen gefrorenes Tier wieder lebendig werden? — Zacharias, Ueber den Unterschied in den Aufgaben wandernder und stabiler Süßwasserstationen.

On the vertical distribution of the pelagic crustacea of lake Mendota, Wis., during July, 1894.

By **E. A. Birge**,

Professor of Zoology, University of Wisconsin.

During the month of July 1894 a careful study was made of the vertical distribution of the pelagic crustacea of lake Mendota, a body of water about 10 kilometers long by 6 in width. The greatest depth does not much exceed 25 meters. Not far from the laboratory of the University of Wisconsin a depth of over 18 meters can be found and here most of the observations were made.

By means of an automatic vertical dredge the crustacea were obtained from the different depths of the lake, intervals of three meters being used. This gave six levels in the total depth. The number of crustacea from each level was determined by counting. Four species were found numerous enough to be used in determining the vertical distribution. These were *Diaptomus oregonensis* Lillj., *Cyclops brevispinosus* Herrick and *leuckartii* Sars. (counted together), *Daphnia hyalina* Leydig, and *D. pulex* var. *pulicaria* Forbes. The last species is near *D. Schoedleri* Sars.

The results may be summarized as follows:

1) 59 complete series of catches were made, 26 of which were between 9 p. m. and 3 a. m., and 33 between 6 a. m. and 6 p. m. They were made at intervals of three hours on observing days, except when strong winds made it impossible to go out.

2) The dredge had an opening of 400 square centimeters and a net made of fine cloth known as „India linen“. The average number of *Diaptomus* caught in the series of six hauls was, in round numbers, 4200; of *Cyclops*, 2000; *D. hyalina*, 220; *D. pulicaria*, 100. The last species almost disappeared in the last days, Aug. 1—4. In the other series it averaged about 125.

3) The following table shows the distribution expressed in percentages of the total number caught.

<i>Diaptomus</i>				<i>Cyclops</i>	<i>D. hyalina</i>	<i>D. pulicaria</i>
Depth	Average	Day	Night	Average	Average	Average
0—3 m	53 %	57 %	47 %	43 %	42 %	1.9 %
3—6 "	29 "	30 "	29 "	30 "	30 "	5.8 "
6—9 "	14 "	10 "	19 "	16 "	21 "	35.9 "
9—12 "	3 "	2.5 "	4 "	9 "	6 "	40.8 "
12—15 "	0.14 "	0.13 "	0.15 "	1.38 "	0.9 "	15.5 "
15—18 "	0.09 "	0.08 "	0.1 "	0.1 "	0.45 "	0.0 "

In *Diaptomus* the averages for the day and night are further apart than in any other species and for that reason are given. The other species are practically alike in distribution by day and night. The percentages in the table are usually expressed in the nearest whole number rather than give small fractions of a percent.

4) It is evident from this table: a) The distribution of *Cyclops*, *Diaptomus*, and *D. hyalina* is alike and strikingly different from that of *D. pulicaria*. b) About 90% of the first named forms are in the upper 9 meters of the lake and below 12 meters there were practically no crustacea. This was also found true in the deeper parts of the lake down to 22 meters. This distribution changes in the autumn as the temperature of the lake falls and when the temperature has become uniform throughout the entire depth the crustacea are distributed with approximate uniformity. c) There is no evidence of a diurnal movement of the crustacea in a vertical direction. At all hours of day and night the upper—0—3-meter—level contained more crustacea than any other. The maximum percentage found in it was 78% at 9 a. m. The lowest was 31%, found twice at 9 a. m. and 9 p. m. There was no case of an observation which showed indication of a downward movement by day and an upward one by night. d) There is no indication that the crustacea seek the cooler water of the deeper parts of the lake. On the contrary the upper level was always crowded with crustacea in the middle of the day with a temperature of the air which was often above 30° C. The crustacea were practically confined to that part of the lake which was of a high temperature — the part above the so-called „Sprungkluft“ of temperature.

5) The algae of the lake were found in the same region as the crustacea and with amounts in the different levels roughly corresponding to the number of crustacea. They were chiefly species of *Lyngbya*, *Anabaena*, and allied forms. No attempt was made to estimate exactly their distribution.

6) No species of *Bosmina* or *Ceriodaphnia* has been found in the pelagic fauna of the lake. *Leptodora* was not collected in numbers sufficient to determine its distribution.

7) These results are quite different from those announced by Franceé in the Biologisches Centralblatt for Jan. 15, 1894. The study was undertaken with the purpose of testing his results in a body of water about twice as deep as lake Balaton, and with the expectation that they would be in general confirmed. The study of the crustacea has been continued to the present time (Jan. 1895) with results exactly agreeing with those of the summer. During the late fall and winter no night observations have been made but the upper part of the water has always contained its full proportion of crustacea by day.

8) The results of this study will appear in full in the forthcoming 10th volume of the Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters.

Madison, Wis., U. S. A., Jan. 13, 1895.

Ueber Ferrier's neue Studien zur Physiologie des Kleinhirns.

Kritik und Berichtigung von L. Luciani.

Prof. Ferrier machte bei Uebnahme des Vorsizes der Londoner neurologischen Gesellschaft meine in den letzten Jahren veröffentlichten Arbeiten über das Kleinhirn zum Gegenstand seiner Antrittsrede. Der Leser wird begreifen, mit wie großer Teilnahme und mit welcher Eile, als ich kaum von dieser neuesten Kundgebung des berühmten englischen Neurologen gehört hatte, ich dieselbe kennen zu lernen suchte, um seine neuesten Beobachtungen und Ansichten über das schwierige Thema auf ihren Wert prüfen zu können. Denn es ist bekannt, dass ich in meiner Schrift über das Kleinhirn¹⁾ Ferrier's frühere geistreiche Meinungen — honoris causa — gründlich geprüft und auf Grund der von mir ans Licht geförderten neuen Thatsachen erschöpfend widerlegt habe, indem ich das, was ich für wahr und wertvoll darin fand, von dem Irrtümlichen ausschied.

Wenn ich nun über Ferrier's neue Arbeit zu schreiben mich veranlasst fühle, so geschieht das darum, weil ich so vieles Ungenaue

1) Luciani, Il cervelletto. Firenze 1891. Deutsche Ausgabe, Das Kleinhirn besorgt v. M. O. Fraenkel. E. Besold (A. Georgi). Leipzig 1893.

und Irrtümliche über meine Arbeit darin finde, dass mein Schweigen einer Niederlage oder wenigstens einem Fallenlassen des besten Teiles der Frucht gleichkäme, die ich durch eine jahrlange saure Arbeit an dem heikeln Gegenstande erworben habe.

Ferrier sagt, er habe seit 2 Jahren in Gemeinschaft mit seinem Kollegen Turner am Kleinhirn von Affen experimentiert. Und während er zum Teil offen gesteht, zum Teil durchblicken lässt, dass seine neuen Beobachtungen mit den meinigen im Wesentlichen übereinstimmen, zu diesen auch nichts Neues hinzuthun, gebraucht er jeden möglichen Vorwand und Kunstgriff um die Wichtigkeit und den innern Wert der von mir gefundenen Wahrheiten herabzusetzen, düffelt an meinen Deutungen herum, thut endlich Alles um das Chaos und die Verwirrung wieder herzustellen, wo ich mir die möglichste Mühe gegeben hatte, ein wenig Ordnung, Klarheit und Präzision der Sprache zu schaffen.

Er fängt damit an, meinem „Kleinhirn“ große „Elogen“ zu machen. In seinem bekannten Buche „*Les fonctions du cerveau*“ hatte er es für unmöglich erklärt, die Säugetiere nach Zerstörung des Kleinhirns am Leben zu erhalten; jetzt erklärt er sich getäuscht zu haben. „Luciani, sagt er, ist der erste, dem es gelungen ist, mittels „geschickt ersonnener und ebenso ausgeführter Experimente, die auf „vollständige oder teilweise Ausrottung des Kleinhirns erfolgenden Erscheinungen an höhern Tieren, nämlich an Hunden und Affen, lange „Zeit hindurch zu studieren. . . . „Die Wichtigkeit des Luciani'schen „Werkes ist nicht hoch genug zu schätzen, seine Analysen und Synthesen verdienen die größte Beachtung“. Er gesteht also „*implicite*“ damit zu, dass Alles, was wir über die Kleinhirn-Physiologie bei höhern Tieren wissen, von mir ausgeht, um so mehr da er, Ferrier selbst, angibt, dass die frühern Experimente an Hühnern und Tauben „von untergeordnetem Werte sind und zu irrigen Auffassungen führen können“¹⁾.

Nach dieser Einleitung bringt Ferrier ein kurzes (wirklich gar zu kurzes, unvollständiges und unpassendes) Resumé der von ihm ungenau als unmittelbare und stationäre (oder Ausfalls-) Erscheinungen bezeichneten Vorgänge, die nach totaler oder teilweiser Abtragung des Kleinhirns eintreten, die ich nach ihrem Zusammenhang und Verlauf in Kapitel XI u. XII meines Buches sorgfältig beschrieben habe. Er fügt hinzu, dass meine Ergebnisse „durch seine eigenen Experimente im weitesten Umfang bestätigt werden“. Er gibt auch zu, dass ich „schlagende Beweise“ gegen die Gall'sche Lehre geliefert habe, welcher zufolge das Kleinhirn in Beziehung zum Geschlechtstrieb stehen sollte, ferner gegen die Meinung Anderer, wonach im Kleinhirn ein psychisches Zentrum oder ein Zentrum für Haut- oder Muskel-Sensibilität sich befinde, gegen Nothnagel endlich, der

1) Brain, Journ. of Neurol., LXV, 3.

dem Mittellappen alle dem Kleinhirn beigemessenen Funktionen zuschrieb. . . . Er erkennt an, dass ich der erste war, der in deutlicher und endgiltiger Weise gezeigt hat, dass der Einfluss des Kleinhirns ein direkter, und nicht gekreuzter ist, also von jeder Hälfte des Organs aus auf die ihr entsprechende Körperhälfte sich geltend macht. Er übersieht aber eine andere fundamentale Thatsache, die aus allen meinen Untersuchungen nicht weniger klar hervorgeht, nämlich, dass der Kleinhirneinfluss auf alle willkürlichen Muskeln sich erstreckt, vorzugsweise aber auf die hintern s. untern Extremitäten, wie auch auf die den Kopf und die Wirbelsäule fixierenden Muskeln. Er fügt keine neue Thatsache zu den von mir schon beschriebenen hinzu, auch kein neues Experiment zu den von mir ausgeführten, mit Ausnahme einiger Versuche behufs isolierter Durchschneidung jedes der drei Kleinhirnstiele. Ich hatte behauptet, ein glatter und vollkommener Schnitt durch die einzelnen Stiele sei ohne gleichzeitige Verletzung der Nachbarteile nicht ausführbar und hatte daher von der Mitteilung des unglücklichen Ergebnisses derartiger Versuche abgesehen. Jetzt sagt Ferrier, es sei ihm während der mit Dr. Turner ausgeführten Experimente geglückt, die Kleinhirnstiele einzeln zu durchschneiden mit einer relativ geringen Beschädigung der benachbarten Organe. Dass die Beschädigung indess nicht so gering gewesen, lässt sich aus den durch diese Operation hervorgehenden Wirkungen nachweisen. Ferrier sagt nämlich: „wo auch der Stiel durchschnitten wird, die Erscheinungen tragen immer denselben Charakter wie diejenigen, die nach Zerstörung eines Seitenlappens auftreten und beschränken sich auf die Glieder der verletzten Seite“. Diese Versuche haben ihm mithin kein besseres Resultat gebracht, als mir und haben nichts zu der von mir weitläufig und mit besonderer Sorgfalt erörterten Lehre von der Wirkung der halbseitigen Kleinhirnexstirpation hinzugefügt. Sie ist doch die reinste Quelle, aus der sich Positives zum Aufbau einer wissenschaftlichen Lehre von den Verrichtungen des Kleinhirns schöpfen lässt.

Nach dieser kurzen Darstellung der von mir gewonnenen objektiven Thatsachen, die er übrigens voll anerkennt, schreitet er zur Prüfung der Deutungen, Schlüsse und Lehren, die ich daraus gezogen habe — und hier beginnen seine Zweifel und eine Reihe von Einwürfen, die ich einen nach dem andern vorführen und auf ihren wahren Wert prüfen werde.

Er beginnt mit dem summarischen Urteil „Trotz der wichtigen Funde Luciani's fürchte ich, dass Vulpian's Ausspruch: Die Frage nach den Funktionen des Kleinhirns ist noch weit davon, definitiv gelöst zu sein! auch noch auf den jetzigen Stand unserer Kenntnisse passt“. —

Demnach befinden sich also die das Kleinhirn betreffenden Fragen

heut noch in dem Stadium, in welchem sie 1866, nach Vulpian's Meinung sich befunden haben? Worin besteht aber denn die „Wichtigkeit“ meiner neuen Forschungen? Vielleicht darin, dass ich es für unmöglich erwiesen hätte, einen Schritt vorwärts in der Erkenntnis jenes mysteriösen Organes zu thun? Oder in dem Nachweis der Notwendigkeit manche Schritte rückwärts zu thun, indem ich die Irrtümer vieler Lehrgebäude, darunter auch das kunstvolle Ferrier's selbst ans Licht zog? Es ist klar, dass Vulpian's Phrase bedeuten will, zur Zeit als er schrieb sei das physiologische Problem noch nicht zur Lösung gelangt. Kann man noch dasselbe sagen, nachdem die von mir vorgetragenen neuen Thatsachen bekannt geworden sind?

Wenn Ferrier jene Phrase in dem Sinne deutet — die Frage sei bis jetzt nicht vollständig gelöst, so bitte ich, mir zeigen zu wollen, welche der großen physiologischen Fragen, insbesondere derjenigen, die das Nervensystem betreffen, so weit ergründet ist, dass man sie vollständig gelöst nennen darf. Aber kommen wir ohne Weiteres zu seinen Einwürfen.

Ich nannte die gleich nach der Abtragung des Kleinhirns auftretenden vorherrschenden Erscheinungen, auf Grund mehrerer Umstände, irritative (Reizerscheinungen).

- 1) Bestehen sie in einer Aenderung und Funktions-Erhöhung von eng mit dem Kleinhirn verbundenen Nervenzentren;
- 2) stehen sie in naher Beziehung zu dem Grade des traumatischen Eingriffes bei der Operation, oder mit dem von letzterer indirekt hervorgerufenen Entzündungsvorgang;
- 3) sind sie um so heftiger und weitgreifender, je tiefer die Verstümmelung nach der Basis der Kleinhirnstiele zu reicht;
- 4) treten sie vorzugsweise in den Muskeln der ausschließlich oder mehr als die andere betroffenen Seite auf;
- 5) ruft die allmähliche Zerstörung eines Seitenlappens nur leichte und vorübergehende Erscheinungen von Funktionserhöhung hervor, — wenn nämlich, nach vorangeschickter Abtragung des Wurmes, ein Teil der Nervenfasern, aus denen das Pedunkularbündel besteht, entartet ist¹⁾.

Ferrier leugnet, ohne meinen Gründen geradezu zu widersprechen, die irritative Natur der primären Störungen. Er hält die von mir auf diese Erscheinungen angewendete Bezeichnung „irritativ“ für irrig. Er möchte es vorziehen, sie mit Goltz dynamische oder Hemmungserscheinungen zu benennen (zwei Bezeichnungen, die einander widersprechen!), ohne dass er eine exaktere Erklärung für die Art, in der sie sich äußern, zu geben versucht.

„Diese Erscheinungen (so versichert Ferrier) treten unter Bedingungen auf, welche eine entzündliche Thätigkeit völlig ausschließen

1) Vergl. das Kleinhirn, S. 18, 151, 152; Il cervello, p. 18, 167.

„und infolge von Verfahren, die, auf die Hirnrinde angewendet, paralytische, nicht aber irritative Symptome verursachen“. Was soll man daraus schließen? Etwa, dass auch die unmittelbaren Folgen der Kleinhirnabtragung paralytische und nicht irritative sein müssen? Will er sie darum „Hemmungserscheinungen“ genannt wissen? Aber wird er nicht inne, dass dieser aprioristischen Behauptung die Thatsache widerspricht, wonach auf Kleinhirnexstirpation nicht Hemmungserscheinungen, sondern Funktionserhöhung auftritt, d. h. ein Zustand, der dem auf Großhirnexstirpation erfolgenden diametral entgegengesetzt ist? — Andererseits irrt er darin, dass ich die Irritation immer von einem entzündlichen Vorgang abhängig sein lasse; ich behauptete nur, dass sie von dem Operationstrauma abhängt und von einer sekundären Phlogose verstärkt werden kann. Wenn Ferrier sich überzeugen will, dass man die entzündliche Thätigkeit als Ursache der Reizerscheinungen nicht absolut abweisen kann, so braucht er nur die an meinen Hunden P und S gemachten Beobachtungen einzusehen, die in dieser Beziehung sehr instruktiv sind und die er nicht berücksichtigt hat¹⁾.

„Man hat Grund zu glauben (fährt Ferrier fort), dass die Erscheinungen durchaus verschieden sind, wenn die (das heißt durch den „Operationsakt geschaffenen) Verhältnisse derartige sind, dass sie eine „wirkliche vitale Irritation oder entzündliche Thätigkeit hervorrufen“.

Um diesem seinem Glauben einen höhern Wert zu geben, zitiert er eine seiner Beobachtungen an einem Tiere, dessen einer Kleinhirnlappen partiell kauterisiert und in einen Zustand versetzt worden war, der Irritation der benachbarten Teile hervorruft. In diesem Falle geschah die Rotation (um die Längsaxe) genau in der der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung.

Ich habe den Gebrauch der Caustica behufs Zerstörung der Nervencentra stets für unphysiologisch gehalten, wenn man für die Beurteilung der Funktion verwertbare Daten zu erheben wünscht. Deshalb habe ich mich auch bei meiner langen Reihe von Untersuchungen am Kleinhirn vor ihrer Anwendung gehütet. Aber, wenn man sich vornimmt, Elemente der Unordnung und Verwirrung in einer geordneten, klaren und zusammenhängenden Reihe experimenteller Ergebnisse hervorzurufen, wenn man nicht allein ein Zentrum zerstören, sondern auch eine Irritation in den benachbarten Teilen hervorrufen will, so muss ich anerkennen, dass die Verwendung der Caustica, wie sie Ferrier gebraucht, eine sehr glückliche Idee und die geeignetste Methode ist, um zu dem gewünschten Ziele zu kommen.

Ich habe mich bei 3 Hunden davon überzeugen können, worüber ich jetzt mit wenigen Worten berichten will.

1) Il cervelletto, p. 63 u. 82.

A. Bastardhündin: Gewicht 5300 g. — 11. Dez. 1894. — Der mittlere Kleinhirnlappen wird bloßgelegt, die Dura mater im Umkreis der Knochenspalte ausgeschnitten, die ganze zugängliche Oberfläche der rechten Kleinhirnhälfte mit einem am untern Ende platten und über einer Spirituslampe glühend gemachten Draht kauterisiert. Geringe Reaktion des Tieres; keine Blutung. Gleich nach der Entfesselung Krümmung des Rumpfes in Form von linksseitigem Pleurotonus. — Auf die Erde gesetzt, steht es nicht wegen offener Asthenie und Atonie der Extremitätenmuskeln beider Seiten, insbesondere der linken. Mitunter, wenn es sich auf seine Beine stellen will, zeigt es deutliche Neigung zur Rotation um die Längsaxe von links nach rechts. — Nach einigen Stunden zeigt das Tier nicht mehr den linksseitigen Pleurotonus, sondern versucht vielmehr sich nach rechts zu krümmen. Beim Gehen ist die Asthenie und Atonie der rechtseitigen Extremitätenmuskeln ausgesprochener, als die der linksseitigen. Am andern Morgen lassen sich nur noch die gewöhnlichen asthenischen, atonischen und astatischen Erscheinungen an den rechten Extremitäten vorzugsweise beobachten. Während der folgenden Tage vermindern sich die genannten Erscheinungen des teilweisen Mangels der rechten Kleinhirnhälfte mehr und mehr.

B. Hund: Gewicht 6000 g. — 13. Dez. 1894. — Die Kleinhirngegend wird bloßgelegt, die Dura mater ausgeschnitten und mittels eines mit Quecksilbernitrat getränkten, an einem Draht befestigten Baumwollbüschchens die zugängliche rechte Kleinhirnoberfläche geätzt, natürlich mit Inbegriff der sie bedeckenden Dura. Geringe Reaktion des Tieres, keine Blutung. Aus dem Befestigungsapparat entfernt, zeigt das Tier leichten Pleurotonus nach links und schwere Symptome von Atonie und Asthenie der 4 Extremitäten, besonders der linksseitigen, so dass es nur dadurch fortschreiten kann, dass es den Rumpf in Berührung mit dem Fußboden erhält. — Nach 6 Stunden wieder beobachtet, besteht die Krümmung des Rumpfes nach links noch immer. Auf das Pflaster gelegt, macht das Tier Uhrzeigerbewegungen von links nach rechts und fällt oft auf die linke Seite infolge der passiven Flexion der linksseitigen Extremitäten. Der Kopf wackelt unregelmäßig bald nach rechts, bald nach links. Am folgenden Tage (14. Dez.) sind die Erscheinungen noch ernster. Wenn das Tier sich aufzurichten versucht, so fällt es nach links, nicht selten auch nach rechts. Die ungeordneten Bewegungen des Kopfes und die wechselnde Lage des Rumpfes tragen offenbar dazu bei, dass es das Gleichgewicht bald nach rechts bald nach links verliert. Es wird mit Chloroform getötet. Bei der Leichenöffnung findet man beinahe die ganze rechte Kleinhirnhälfte in einen schwärzlichen Brei verwandelt und die linke stark hyperämisch. Auch die Dura und Pia des Großhirns sind hier und da hyperämisch und ganz frische Adhäsionen mit der Hirnschale vorhanden.

C. Hund: Gewicht 6500 g. — 15. Dez. 1894. — Die Kleinhirngegend wird bloßgelegt und ohne die Dura zu öffnen und auszuschneiden mit Höllensteinstift kauterisiert, in möglichster Ausdehnung, auf der rechten Seite. Während der Aetzung jammert das Tier in mäßigem Grade. Nach Entfernung des Apparates steht es nicht auf und biegt den Rumpf nach links. Zerrt man ihm den Schwanz, so macht es Schritte indem es den Rumpf gegen den Fußboden stemmt und mit Drehbewegung nach links. Am andern Tage zeigt das Tier nur noch Symptome allgemeiner Schwäche. Wenn es langsam geht, schwankt es etwas, versucht es aber zu laufen, so schreitet es ziemlich sicher und gerade.

Die Ergebnisse dieser Experimente, insbesondere des ersten (Hündin 4) stimmen sehr gut zu der Beobachtung Ferrier's. Die Kauterisation des rechten Kleinhirnlappens in größerer oder geringerer Tiefe, mit der unvermeidlichen der ihn bedeckenden Dura, bringt Symptome zuwege, die fast das gerade Gegenteil sind von denjenigen, welche man bei der Exstirpationsmethode erhält.

Es fehlt die Unruhe und das häufige Jammern des Tieres, das vielmehr deprimiert und niedergeschlagen erscheint; an Stelle des Pleurotonus der verletzten Seite tritt ein leichter Pleurotonus der gesunden Seite; die Neigung zum Rotieren oder das wirkliche Rotieren um die Längsaxe von der operierten Seite nach der gesunden wird von der Neigung im entgegengesetzten Sinne zu rotieren ersetzt, also von der gesunden nach der operierten Seite hin.

Wovon hängt diese Verkehrung der Ergebnisse ab? — Sicherlich davon, dass wir bei der Kauterisation nicht nur die Rinde der einen Kleinhirnhälfte zerstört, sondern auch (wie Ferrier selbst es zugibt) die Nachbarteile, insbesondere (fügen wir hinzu) die das Kleinhirn bedeckende Dura, die der direkten Einwirkung des Aetzmittels nicht entgehen kann, irritiert haben. Den Beweis dafür liefert Hund C, bei dem wir das Kleinhirn verschont und uns auf die Kauterisation der Dura einer Seite beschränkt hatten. Depressionserscheinungen, Krümmung des Rumpfes oder Pleurotonus von der gesunden Seite her traten auf. Diese sind, ihrem ganzen Wesen nach, unseres Erachtens, Symptome von reflektierter Hemmung, hervorgerufen von der Einwirkung des Causticums auf eine sensible Membran, in ähnlicher Weise wie ein Blasenpflaster oder Senfteig, auf die Haut appliziert, nicht selten die Heftigkeit eines Schmerzes zu beschwichtigen vermögen. Wir erklären übrigens die Wege und die Zentren, auf denen der vermutete Hemmungs-Reflex sich vollzieht, nicht zu kennen und sind zweifelhaft, ob auch der Pleurotonus und die Rotation in umgekehrter Richtung von der auf der operierten Seite verwaltenden Hemmung, oder von der erhöhten Thätigkeit der gesunden Seite abhängig sind. An Ferrier war es, mir zu einer zutreffenden Erklärung dieser von ihm zum erstenmal bei der Anwendung der Caustica gemachten Beobachtung zu verhelfen.

Was thut er dagegen? Kaum hat er (ein einziges Mal!) die Verkehrung der Rotation um die Längsaxe wahrgenommen, so bedient er sich dieses rohen (und wie wir gesehen haben sehr komplizierten) Faktums, um die von mir behauptete Konstanz der Rotationserscheinung um die Längsaxe von der operierten Seite nach der gesunden Seite, als Folge von vollständiger Exstirpation einer Kleinhirnhälfte, zu leugnen! Hier handelt es sich aber nicht um Exstirpation, sondern um Kauterisierung, hier wird nicht bloß Irri-

tation der Kleinhirnmasse, sondern auch der benachbarten Teile und namentlich der Dura mater hervorgebracht!

Nur um die Sache zu verwirren fährt Ferrier fort, in einem langen Vortrage über die Richtung der Rotationsbewegung nach Zerstörung des Kleinhirnlappens einer Seite sich auszulassen. In meinem Buche hatte ich den Irrtum hervorgehoben, in den er dadurch verfallen ist, dass er die Folgen der genannten Operation mit denen für identisch hielt, die Magendie nach Durchschneidung eines Kleinhirnstielbündels beobachtet hatte, nämlich dass die bewusste Rotation von der gesunden nach der verletzten Seite gehe, während zufolge unserer zahlreichen Beobachtungen, die mit denen von Longet übereinstimmen, die Bewegung konstant in umgekehrter Richtung, von der verletzten nach der gesunden Seite stattfindet. Nur um sich nicht zu widersprechen, fährt er noch jetzt fort, seinen Irrtum aufrecht zu erhalten.

„Wir haben gefunden (sagt er), dass die Tiere ohne Ausnahme nach der Seite der Verletzung rotieren“. Indess beeilt er sich hinzuzufügen, dass der Widerspruch mit meinen Ergebnissen „mehr in der Art der Darstellung, als in den Thatsachen selbst“ liege. Thatsächlich rotieren die an der Erde liegenden Tiere (also „von der Rückenseite aus gesehen“) nach der verletzten Seite. „Gleichwohl kann der Impuls, der das Rotieren des Tieres nach der Seite der Verletzung verursacht, korrekt als eine Rotation um die Wirbelsäule von der beschädigten nach der gesunden Seite hin beschrieben werden“. Warum hat er also sich nicht zu dieser korrekten Weise der Beschreibung verstanden und sich im Gegenteil an die andere, recht inkorrekte gehalten? Es ist klar, dass man, um die Rotationsbewegung zu beschreiben, das Tier en face oder von der Bauchfläche aus betrachten muss und nicht von hinten, von der Rückenseite aus, widrigenfalls Verwirrung entsteht in Bezug auf alles, was am Menschen von Serres, Belhomme u. a. m. beobachtet worden ist. Ferrier mag sich nur überzeugen, dass auch Magendie die Richtung der Rotationsbewegung bei Kaninchen von der Bauchseite aus betrachtet hat und dass der Schluss, als ob seine Resultate mit denen von Magendie übereinstimmen ein großer Irrtum ist, aus dem hervorgeht, dass er die Kontroverse und Diskussionen über diese Sache zwischen Magendie, Longet, Lafargue, M. Schiff und Vulpian ganz vergessen hat. Es beweist überdies, dass er den Teil des Kapitel XI meines „Cervelletto“ nicht gelesen hat, worin ich diese ganze Frage klargestellt und eine Erklärung gegeben habe, die bis zum Beweis des Gegenteils beachtenswert bleiben wird, von dem Gegensatz der Resultate Magendie's und Longet's. Die von Magendie beobachtete Rotation ist eine Erscheinung paralytischen Ursprunges, die von Longet,

von mir und von Ferrier selbst (er möge die Gesellschaft nicht übel nehmen, in die ich ihn versetze) ist eine Erscheinung irritativen Ursprunges.

In das Bild der irritativen Erscheinungen habe ich außer dem Pleurototonus auch die tonische Extension des Vordergliedes der verletzten Seite aufgenommen, die auf halbseitige Kleinhirnexstirpation bei Hunden erfolgen, so wie den Opisthotonus und die tonische Extension beider Vorderglieder nach bilateraler oder symmetrischer Exstirpation. Ich fügte hinzu, dass bei den Affen dieselben Reizerscheinungen wie bei den Hunden sich zeigen, mit dem Unterschiede, dass sie bei jenen weniger intensiv und weniger nachhaltig sind, als bei diesen und dass die tonische Extension der einen oder beider Vorderextremitäten bei den Affen durch tonische Flexion dieser Extremitäten vertreten wird, wahrscheinlich deshalb, weil bei den Affen, als Klettertieren, die Thätigkeit der Beugemuskeln die der Streckmuskeln übertrifft.

Ferrier, der nur an Affen experimentiert hat, sagt, er habe bei diesen Tieren die tonischen Kontrakturen des Gliedes der verletzten Seite, die ich als konstante Reizerscheinungen geschildert habe, niemals angetroffen. Und sogleich nach dieser Behauptung gibt er mit großer Unbefangenheit zu, dass seine Affen nach Durchschneidung eines Kleinhirnschenkels Krümmung der Wirbelsäule zeigen, die Konkavität nach der verletzten Seite gekehrt (Pleurototonus), ferner Flexion der Extremitäten derselben Seite, und Wendung des Kinnes nach der gesunden Seite, d. h. in der Richtung der Rotation; in summa alles deutliche Zeichen von tonischer Kontraktion, wie ich sie bei den Affen beschrieben habe. „Die Flexion der Extremitäten auf der Seite der Verletzung ist aber (fügt Ferrier hinzu) keine starre Flexion oder Kontraktur und leistet den passiven Bewegungen oder Lageveränderungen keinen Widerstand“. Ich habe aber niemals von Kontraktur, sondern stets von tonischer Extension oder Flexion gesprochen, die sich steigern, sobald das Tier Willkürbewegungen ausführen will, und nachlassen, oder gänzlich aufhören, sobald es ruhig ist und nicht gestört wird. Hätte Ferrier seine Untersuchungen auch auf Hunde ausgedehnt (wo die tonischen Kontraktionsercheinungen der Extremitäten weit ausgesprochener und nachhaltiger sind, als bei den Affen), so wäre ihm ihr irritativer Ursprung nicht entgangen und er hätte seine Beobachtungen an den Affen, die nur zur Bestätigung meiner frühern Schilderung dienen, richtiger gedeutet.

Nachdem Ferrier meine Lehre von den Reizerscheinungen am Kleinhirn durch den Schatten des Zweifels zu verdunkeln versucht hat, bemüht er sich in noch größerem Maße meine Lehre von den Ausfallserscheinungen zu bekämpfen, die ich auf der äußerst

soliden Grundlage zahlreicher, wiederholter und sich ergänzender Beobachtungen errichtet habe, die gegenwärtig Gemeingut sind, nachdem nicht nur Viele die beiden Ausgaben (die italienische und deutsche) meines Buches gelesen, sondern auch viele kompetente und unparteiische Personen Gelegenheit gehabt haben (sowohl in Florenz wie in Rom), einige meiner operierten Hunde und Affen zu prüfen und sich von der Genauigkeit meiner Beschreibungen zu überzeugen.

Es ist bekannt, dass ich die wesentlichen Ausfallserscheinungen in 3 Gruppen scheide, auf denen das Bild der Kleinhirnataxie beruht: in die asthenischen, atonischen und astatischen. Ich habe ausdrücklich betont, dass diese 3 Gruppen einander sehr nahe stehen und schwer von einander zu trennen sind, da sie, allem Anschein nach, drei Formen oder Aeüßerungen eines und desselben Vorganges sind.

Ferrier dagegen kommt nach einigen Bemerkungen (deren Wert wir nun prüfen wollen) schließlich dahin, meine Lehre von der Asthenie als Grundursache der sogenannten Kleinhirnataxie zu verwerfen, da sie mit Sicherheit nicht aufrecht zu erhalten sei, gnädiglich versichert er, dass die Beobachtungen mit denen ich meine Ansicht von der Atonie begründe, ihm mehr als Dinge einer konstruktiven Spekulation, denn als in Wirklichkeit vorhanden erscheinen; endlich findet er, dass das Wort Astasie sehr passend gewählt sei (wie gütig!), um die Unbeständigkeit im Stehen nicht minder wie in der Bewegung der Operierten oder Kleinhirnkranken zu beschreiben; es sei doch aber schließlich nur eine Beschreibung und nicht eine Erklärung, und die Frage, wie die Astasie zu stande komme, bleibe noch immer ungelöst. Analysieren wir diese Behauptungen ein wenig!

Ferrier leugnet die Asthenie indem er sich beruft:

- a) auf klinische Erfahrungen,
- b) auf eigene Beobachtungen an operierten Affen,
- c) auf meine an Hunden gewonnenen Ergebnisse.

„Die klinische Beobachtung (sagt Ferrier) hat in reichem Maße nachgewiesen, dass in Fällen von Kleinhirn-Atrophie oder -Krankheit solcher Natur und Ausdehnung, dass das Stehen und die Fortbewegung ganz unmöglich ist, die Kranken im Liegen alle Bewegungen der Beine energisch und kraftvoll ausführen können“.

Ferrier täuscht sich sehr, wenn er glaubt, dass die klinische Erfahrung irgendwie meiner Lehre von der Muskel-Asthenie widerspricht. Die Erklärung, die ich dafür gefunden habe, ist schlicht und natürlich, ja sogar die einzig denkbare, die man der Sache geben kann. Wenn die Ataxie im Liegen verschwindet und die Kranken im stande sind, jede Bewegung, die man von ihnen verlangt, mit den Beinen sicher und schnell (nicht energisch und kraftvoll, wie

Ferrier sophistisch unterschiebt) ausführen, so hängt das davon ab, dass sie in dieser Lage von ungestörtem Gleichgewicht, mit ihren Unterextremitäten nicht mehr die ganze Körperlast zu tragen haben. Daraus muss man den Schluss ziehen, dass die beim Aufrechtstehen beobachtete Ataxie weder von Parese noch von Paralyse, auch nicht von Koordinationstörung, sondern einzig und allein von Asthenie, oder Mangel an Energie in den Beinmuskeln abhängt, einem Mangel, der die Kranken unfähig machen kann, das Gewicht des ganzen Körpers zu tragen, aber nicht die Beine zu heben und normal zu bewegen, was man sonst nicht mehr Asthenie, sondern Paralyse nennen müsste.

Seinem Einwurf mehr Gewicht zu verleihen erinnert Ferrier, dem Zweck sehr schlecht entsprechend, einmal an den berühmten Fall von Kleinhirndegeneration bei einer Frau, die Vulpian (20 Jahre vor der Leichenöffnung!) beobachtet hatte, „*qui ne pouvait marcher que de la façon la plus bizarre . . . et lorsqu'on lui tendait le bras pour l'empêcher de tomber, elle serrait ce bras à faire mal!*“ —

Und da noch sagen, dass ich über den Fall ausführlich berichtet und eine erschöpfende Kritik dazu geliefert habe, in der die geringe Beweiskraft desselben gegen die Lehre von der Asthenie hervorgehoben wird!

Durch meine Beobachtungen an Affen, bei denen das ganze Kleinhirn entfernt worden ist, habe ich aufs deutlichste nachgewiesen, dass die Muskelasthenie am Hinterleibe stärker auftritt, als am Vorderleibe. Zu der Zeit nämlich, wo sie sich nicht aufrecht halten können und gezwungen sind, wegen des Unvermögens der Hinterglieder, mit dem Rumpf am Fußboden fortzurutschen, zeigen sich die Affen doch im stande am Mobiliar hinaufzuklettern, wozu sie insbesondere die Vorder-Extremitäten gebrauchen. Ferrier wiederholt und bestätigt diese Beobachtung an einem seiner Affen; da er aber die That- sachen nach seiner Weise färbt und keinen Unterschied zwischen der Kraft macht, die das Tier mit den Händen oder den Füßen entwickelt, obgleich dieser Unterschied von einem aufmerksamen Beobachter leicht wahrgenommen wird, so zieht er daraus den Schluss, es könne auf ein solches Tier „der Ausdruck Asthenie, oder Mangel an Muskelenergie keinesweges angewendet werden“.

Noch schwerer wiegt in ihrer allgemeinen Fassung folgende Behauptung Ferrier's: „In keinem Falle, wo ein Seitenlappen (vom „Kleinhirn der Affen) abgetragen oder ein Kleinhirnschenkel getrennt wurde, vermochten wir einen merklichen Unterschied im Festhalten der beiden Seiten wahrzunehmen!“ Und doch berichtet er von einem Affen, der eine Stunde nach Abtragung des linken Kleinhirnlappens nicht fähig war sich aufrecht zu erhalten, gleichwohl aber

mit seiner linken Hand sich so fest anzuklammern vermochte, dass dieselbe das ganze Gewicht seines Körpers trug“.

Diese Ergebnisse — man kann es nicht leugnen — stehen, so wie sie beschrieben werden, in Widerspruch mit den von mir gewonnenen und sorgfältig geschilderten. Um aber zu entscheiden, wer von uns beiden recht habe, dazu genügt, auch ohne Wiederholung der Experimente an Affen, die Vergleichung meiner Schilderungen mit denen Ferrier's. Ich gebe für jedes am Kleinhirn operierte Tier eine kurze, aber präzise Mitteilung über alle die lange, wiederholt und unter verschiedensten Umständen beobachteten Ausfallserscheinungen; ich führe die wesentlichsten Thatsachen über Verlauf und allmähliche Modifikationen der Reizerscheinungen und über Entwicklung der Kompensationserscheinungen vor; ich vergleiche stets die Verrichtungen der Glieder der einen Seite mit denen der gegenüberliegenden, die der vordern mit denen der hintern; ich zeige die Dynamometererhebungen und die Gangbilder; endlich beschreibe ich genau die Grenzen der Kleinhirnexstirpation und lege die Zeichnungen davon vor. Ferrier dagegen thut diese ganze ungeheuere Arbeit mit ein paar Federstrichen ab, er beobachtet an den Tieren nur das, was zu seinen vorgefassten Meinungen passt und fliegt über alles Uebrige hinweg, wodurch er sich als einen Beobachter zeigt, der nichts Eiligeres zu thun hat, als zum Schlusse zu gelangen.

„Kein Zweifel (sagt Ferrier weiter), dass ein Tier nach Abtragung eines Seitenlappens die Glieder der gesunden Seite zu gebrauchen vorzieht. Das geschieht indess natürlich mehr infolge der Unbeständigkeit (instability) der Glieder (der operierten Seite) als aus wirklichem Mangel an Kraft, und das gibt, meiner Meinung nach, die Erklärung der scheinbaren Asthenie in den Beinen der operierten Seite, die von Luciani so häufig beobachtet worden ist“. Man ersieht aus diesem Winkelzuge, dass Ferrier, während er dem kurz vorher zugegebenen Satze widerspricht, die Erscheinungen der Asthenie in den Gliedern der operierten Seite (bei halbseitiger Exstirpation) nicht leugnet; aber er sagt, dass es sich um scheinbare Asthenie zufolge der Instabilität, d. h. also der Astasie der Muskeln auf der Ausfallsseite handele.

Man bemerke, dass sich die umgekehrte Hypothese mit größerer Wahrscheinlichkeit aufstellen lässt, nämlich dass die Astasie eine Folge der Asthenie (*tremitus a debilitate*) und nicht umgekehrt ist. Damit wäre aber wohl nur eine Hypothese durch eine etwas besser begründete ersetzt. Der Wahrheit näher und begreiflicher ist sicherlich die von mir behauptete Lehre, dass die asthenischen, atonischen und astatischen Erscheinungen nichts anderes als drei verschiedene äußerliche Formen eines einzigen innern Vorganges sind, —

was nicht notwendigerweise einschließt, dass die drei Symptomengruppen in strengem Verhältnis zu einander bezüglich ihrer Intensität stehen.

Das, worauf ich in meinem Buche besonders bestand, ist die Möglichkeit, bei den operierten Affen und Hunden direkte und vollgiltige Beweise für das wirkliche Vorhandensein jeder der drei Gruppen von Ausfallserscheinungen am Kleinhirn zu ermitteln. Einer der einleuchtendern direkten Beweise, der bei den einer Kleinhirnhälfte beraubten Hunden die Hemiasthenie der Glieder auf der fehlenden Seite zeigt, ist gewiss ihre ganz besondere Art zu schwimmen. Ich schrieb¹⁾:

„Beobachtet man indess seine Art zu schwimmen aufmerksam, so entdeckt man zwei belangreiche Anomalien, die aufs Deutlichste das funktionelle Uebergewicht der Beine der gesunden Seite über die der operierten Seite erkennen lassen. Während es schwimmt, versteht nämlich das Tier nicht, seinen Rumpf in horizontaler Lage zu halten, sondern neigt ihn nach der Ausfallsseite, so dass diese konstant tiefer ins Wasser taucht, als die gesunde. Ferner kann das Tier im Schwimmen nicht die gerade Linie innehalten, sondern ist gezwungen beständig Reitbahnkreise nach der gesunden Seite zu machen, wodurch es verhindert wird an den Randsteinen des Bassins sich festzuhalten und hinauszusteigen. Man begreift ohne viel Raisonement, dass diese beiden Erscheinungen einfach von dem Umstande abhängen, dass das Tier mit den beiden Beinen der gesunden Seite energischere Ruderschläge gegen das Wasser führt, als mit den Beinen der Ausfallsseite“.

Ich gestehe, dass ich bei der Annahme, meine Erklärung der Art des Schwimmens der Hunde mit halbem Kleinhirn müsse ohne viel Raisonement Jedermann sofort einleuchten, mich zu naiv gezeigt habe. Man höre, was Ferrier zu meinem großen Erstaunen schreibt um meiner Ansicht zu widersprechen: „Jeder Schwimmer würde sagen, dass man um nach links zu schwimmen kräftigere Anstrengungen mit den Extremitäten der rechten Seite machen muss und dass das von Luciani beschriebene Faktum in der That gerade das Gegenteil von dem beweise, was er sagt“.

Ferrier beweist damit offenbar, dass er den Inhalt der Frage gar nicht begriffen hat. Es ist vorauszuschicken, dass der normale Mechanismus des Schwimmens beim Hunde dem des Gehens identisch ist; der Hund der im Wasser schwimmt, führt mit seinen vier Extremitäten in derselben Reihenfolge dieselben Vor- und Rückwärtsbewegungen oder dieselben Schritte aus wie beim Gange auf dem festen Fußboden. Er bedarf keiner besondern Uebung um die Kunst des Schwimmens zu erlernen; wenn er zu gehen versteht, versteht er auch

1) Das Kleinhirn u. s. w. S. 171.

zu schwimmen. Der Hund, der seit einem Monat sein ganzes Kleinhirn eingebüßt hat, ist nicht im stande sich auf den Beinen zu erhalten oder zu gehen, weil die Asthenie der Extremitäten so groß ist, dass er das Gewicht des eigenen Körpers nicht zu tragen vermag. Dennoch ist er unter diesen Umständen fähig sehr gut zu schwimmen, weil der Druck des Wassers die Schwere des Körpers proportional vermindert. Darum ist es in der That die Asthenie und nicht die Paralyse, nicht die Koordinationslosigkeit, nicht das mangelnde Gleichgewichtsgefühl, was ihm nicht erlaubt, sich auf den Beinen zu erhalten und zu gehen.

Der Hund, dem seit einem Monat die rechte Kleinhirnhälfte fehlt, fällt, bei jedem Versuche sich aufzurichten und zu stehen, auf die rechte Seite. Im Wasser aber schwimmt er in oben geschilderter Weise, weil die Schritte, die er macht oder die Schläge, die er dem Wasser mit den linken Beinen gibt, dadurch dass sie stärker und energischer sind, als die der rechten Seite, ihn mehr auf der linken Flanke schwebend erhalten und ihn immer nach links neigen und umkreisen lassen. Jeder Schwimmer, der sich freiwillig in die Lage des Hundes mit halbem Kleinhirn versetzt, kann und muss stets und leicht bestätigen, was man beim Hunde beobachtet. Prof. Ferrier probiere es und er wird sich zweifellos davon überzeugen, wie ich mich selbst davon überzeugt habe, indem ich verschiedene erfahrene Schwimmer das Experiment machen ließ.

Nur in einem Falle kann man beim Schwimmen durch starke Schläge auf der rechten Seite nach links sich wenden und zwar wenn wir durch Abduzieren des rechten Armes von innen nach außen auf das Wasser drücken, weil in diesem Falle der Widerstand des von der Hand zusammengepressten Wassers in der Richtung von rechts nach links sich geltend macht, was natürlich zur Folge hat, dass der Schwimmer diese Richtung einschlägt. Aber der Hund, dem die rechte Kleinhirnhälfte fehlt, kann dadurch, dass er mit größerer Kraft mit den linken Beinen rudert, nur nach links drehen, weil er durch die rhythmische Extension dieser Beine das Wasser von oben nach unten presst (was einen Widerstand hervorruft, der ihn mehr auf der linken Flanke im Schweben erhält), von vorn nach hinten (was ihn nach vorn befördert) und von außen nach innen (was ihn linksum biegen oder kreisen lässt).

Wenn es wahr wäre was Ferrier behauptet, so wäre die Folgerung, die er daraus zieht, gerechtfertigt, der Hund, dem die rechte Kleinhirnhälfte fehlt, würde vorzugsweise auf den linken Beinmuskeln asthenisch sein.

Die Irrigkeit dieses Schlusses liegt indess, auch von Ferrier's Standpunkt aus, zu offen da, aber er verweilt dabei, um zu versuchen, mich mit mir selbst in Widerspruch zu setzen.

Um zu beweisen, dass es für das rechts im Kreise schwimmen erforderlich ist, mit größerer Kraft der linken Extremitäten thätig zu sein, zitiert er den Fall meiner Hündin *T*, bei der die rechte Kleinhirnhälfte und die motorischen Zentren (der gyrus sigmoideus) der linken Großhirnhemisphäre fehlten. Sie war demnach asthenisch auf den rechten Beinen infolge der ersten Operation und paretisch auf denselben Beinen infolge der zweiten Operation. Dieser Hund (sagt Ferrier) schwimmt nach rechts weil, wie Luciani sagt, und das exakt „die Pfoten auf der linken Seite das Wasser stärker schlagen als auf der rechten“!

Kontrollieren wir die Richtigkeit dieses Zitates. Auf S. 133 meines Buches heißt es:

„13. Juli. — Beim Rücken hochgehoben, biegt es den Rumpf bedeutend nach rechts. — Ins Bassin geworfen, schwimmt es regelmäßig, mit Wendungen, die ganz regelmäßig nach rechts gehen, oder nach der Seite der Krümmung des Rumpfes“.

„26. Juli. — Sie schwimmt gut, oft rechtsum kreisend, vermag aber bisweilen gerade aus zu schwimmen, trotz der nach rechts gekrümmten Wirbelsäule, weil sie mit den Beinen der linken Seite das Wasser mit weit stärkern Ruderschlägen trifft, als mit den Beinen der rechten Seite“.

Aus diesem Zitat ersieht man deutlich, dass die Hündin *T* rechtsum kreisend schwimmt infolge der Krümmung des Rumpfes, der das Steuerruder vertritt, nach rechts. Es ist das der Mechanismus, mittels dessen die Hunde, denen eine Kleinhirnhälfte fehlt und die in der ersten Zeit nach der Operation nicht anders zu schwimmen vermögen, als in Kreisen nach der gesunden Seite, in einem zweiten Zeitabschnitt (wenn sie nämlich das Gehen wieder gelernt haben und aufrecht stehen können ohne zu fallen) geradeaus zu schwimmen und sogar nach der operierten Seite zu kreisen vermögen. Ich habe also nicht behauptet, dass die Hündin *T* nach rechts schwimme „weil die Pfoten links das Wasser kräftiger schlagen als rechterseits“ (wie Ferrier mich sagen lässt), sondern ich habe deutlich gesagt, dass sie oft nach rechts kreist infolge der Krümmung der Wirbelsäule nach rechts, bisweilen aber geradeaus zu schwimmen vermag, weil sie dem Wasser mit den linken Extremitäten stärkere Schläge als mit den rechten versetzt.

Ich wünsche, dass Ferrier von meinen Hunden, denen die rechte Kleinhirnhälfte fehlt und die ins Bassin gesetzt, genötigt sind, beständig nach links zu kreisen, noch eine andere Belehrung empfangen. Wenn man irgend einen nicht operierten Hund in ein Bassin wirft, so schwimmt er in gerader Linie auf die nächste Bassinwand zu und klettert, wenn er sie erreicht hat, an den sie umgebenden Steinen hinauf und von da leicht hinaus.

Auch der Hund, dem die rechte Kleinhirnhälfte fehlt, bemüht sich ängstlich aus dem Wasser zu entkommen, da er aber zu beständigen Drehungen nach links gezwungen ist, so kann er sich an den Randsteinen nur mit der vordern rechten Pfote festhalten, da dieselbe aber asthenisch und zu dem Zwecke untauglich ist, so ist das Tier gezwungen sein Umherkreisen im Bassin fortzusetzen. Reichte man ihm nicht eine Hand, um ihm beim Heraussteigen aus dem Wasser zu helfen, so würde es das Herumkreisen bis zur Erschöpfung seiner Kräfte fortsetzen. — Was sagt nun Ferrier zu diesem schönen Experiment? Ist ihm das nicht beweiskräftig genug, dass es sich hier um wirkliche und nicht um scheinbare Asthenie handelt, oder hängt das etwa davon ab, dass das Tier — wie er sagt — es vorzieht Gebrauch von der gesunden Seite seiner Glieder zu machen?

Um die direkten Beweise zu bekämpfen, mit denen ich meine Lehre von der Nerven-Muskel-Atonie begründet habe, findet Ferrier kein anderes Mittel, als sie mehr für „Dinge der konstruierenden Spekulation, denn als wirklich Vorhandenes“ zu erklären! Er ist zu sehr Meister in derartigen konstruierenden Spekulationen, um mir nicht höflicherweise auch eine kleine Dosis solcher Meisterschaft zuzutragen! Ich bin ihm dafür dankbar. Aber Ferrier täuscht sich; es handelt sich hierbei gar nicht um Spekulationen, sondern einzig um Dinge, die mit Händen zu greifen und mit Augen wahrzunehmen sind. Ich erlaube mir seine Aufmerksamkeit auf das zu lenken, was darüber auf den Seiten 191—192, 196—198 meines „Cervelletto“ geschrieben steht.

Ich erinnere hier nur an eine meiner Beobachtungen bei den Hunden mit halber Kleinhirnhälfte, die mir den klarsten und überzeugendsten Beweis für die Lehre von der Atonie als Folge von Kleinhirnausfall lieferte. „Untersuchte ich das Tier beim Fressen, „wenn es aufrecht und mit gespreizten Beinen, um die stützende Basis „zu verbreitern, dasteht und seine ganze Aufmerksamkeit dem Futter „zuwendet, — so konnte ich unzähligemal beobachten, dass die Beine „der Ausfallsseite nach und nach sich langsam und so flektierten, „dass das Gleichgewicht verloren gegangen und das Fallen nach jener „Seite sicher gewesen wäre, hätte das Tier nicht beizeiten gemerkt, „was bevorstand und sich mit passenden Kompensationsbewegungen „wieder vollkommen ins Gleichgewicht gebracht. Dieser interessante „Vorgang wiederholte sich öfter nacheinander, nach ziemlich kurzen „Pausen und immer in derselben Manier“. (Il cervelletto p. 192; das Kleinhirn S. 176.)

Bei einem Hunde, dem die rechte Kleinhirnhälfte fehlte, und den ich den Physiologen auf dem internationalen Aerzte-Kongress in Rom vorstellte, zeigte sich dieselbe Erscheinung von Atonie der Beine auf der operierten Seite, in etwas anderer, aber nicht weniger

beweisender Form. Während das Tier fraß, sah man die rechtseitigen Extremitäten in halbseitiger passiver Flexion infolge der Schwere des Rumpfes, so dass letzterer in merklicher Weise nach rechts sich neigte. Dennoch fiel das Tier nicht und zeigte auch keine Neigung zu allmählichem Fallen auf die rechte Flanke (wie das bei den oben beschriebenen Hunden zutraf), weil die rechtseitigen Extremitäten in so hohem Grade von Abduktion aufgepflanzt waren, dass sie gleichsam Stützen für die Schulter- und Schenkel-Gelenke bildeten. Unter den anwesenden Physiologen, die dieses Tier mit großem Interesse untersuchten, erwähne ich insbesondere meinen Kollegen und Freund Ch. Richet.

Was entgegnet nun Ferrier auf diese Dinge, um meine Ansicht von der Atonie zu widerlegen? — Man höre. „Der gewöhnliche Beweis für den Muskeltonus (schreibt er) ist die Schnelligkeit, mit der die Muskeln auf mechanische Spannung antworten, wofür man ein Beispiel in der gewöhnlichen Methode zur Hervorrufung des Patellar-Sehnenreflexes hat. . . . Dass der Muskeltonus (wenigstens so weit, er durch den Sehnenreflex erkannt wird) durch die vollständige und einseitige Kleinhirnexstirpation, oder durch die Trennung der Kleinhirnschenkel nicht gemindert wird, ist reichlich so wie durch unsere Experimente auch durch die des Dr. Risien Russel erwiesen. Wir haben übrigens das hochgradige Schnellen beim Kniephänomen auf der Läsionsseite, welches Dr. Russel bei Hunden gefunden zu haben scheint, nicht beobachtet. In der Regel lässt sich nur ein geringer oder gar kein Unterschied nach der Exstirpation eines Seitenlappens oder nach Durchschneidung des Kleinhirnschenkels einer Seite unmittelbar nach der Operation wahrnehmen. Findet ein solcher statt, so geschieht es zu Gunsten der Reaktion auf der Läsionsseite, aber er zeigt eine entschiedene Neigung sich zu steigern wenn das Tier länger lebt; und wenn das ganze Kleinhirn exstirpiert wurde, so waren die Kniezuckungen nach einigen Monaten entschieden gesteigert, gegenüber den normalen, aber Starre der Pfoten nicht zugegen¹⁾“.

Ich habe mich mit der Frage der Sehnenreflexe nach Kleinhirnverstümmelungen in einer Arbeit beschäftigt, die ich der physiologischen Sektion des internationalen Aerzte-Kongresses zu Rom vorgelegt und in der ich einige neue Beobachtungen des von Ferrier oben genannten Dr. Russel behandelt habe²⁾. Bei dem Hund mit halbem Kleinhirn, den ich den Kollegen vorstellte, waren die Sehnen- und Periost-Reflexe rechts und links merklich gleich geworden; aber einige Tage nach der Operation zeigten sie sich

1) Brain, Part LXV, p. 12.

2) Luciani, De l'influence qu'exercent les mutilations cérébelleuses sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale et sur les réflexes spinaux. Arch. ital. de Biologie, T. XXI.

erhöht an den Extremitäten der operierten Seite, dem entsprechend, was Dr. Russel beobachtet hatte. So stehen denn auch in dieser Frage der Spinalreflexe meine Beobachtungen im Gegensatz zu denen Ferrier's und stimmen zum Teil zu den Beobachtungen Russel's. Ich wage aber nicht mich definitiv darüber auszusprechen, bevor ich nicht eine größere Reihe methodischer Untersuchungen in dieser Hinsicht ausgeführt habe.

Indess frage ich: Was hat denn diese Frage der Sehnenreflexe mit der neuro-muskulären Atonie zu thun, die nach Kleinhirn-verstümmelungen eintritt? Ferrier's Behauptung, die gebräuchliche Methode den Muskeltonus zu erforschen bestehe darin, dass man nachsieht, wie die Patellarsehne auf mechanische Schläge reagiert, ist wenigstens seltsam. Niemals hat ein Physiologe erklärt, dass der Muskeltonus in irgend einer Beziehung zu den Reflexen stehe, die durch mechanische Reizung der Sehnen hervorgerufen werden. Ich begreife nicht, warum ein gewisser Grad von Atonie der Muskeln den Sehnenreflex schwächen oder beseitigen soll; es scheint mir im Gegenteil, sie müsse ihn steigern, wenn nicht intensiv, so doch extensiv. Es ist Thatsache, dass die Steigerung des Knie-Phänomens oder Patellarreflexes von den Klinikern gewöhnlich bei Hemiplegie nach Cerebralapoplexie, auch unabhängig von der Kontraktur des paralytischen Gliedes, beobachtet wird. Da Ferrier andererseits behauptet hat, er habe bei seinen enthirnten Affen beobachtet, dass die Patellarreflexe nach einigen Monaten sich offenbar steigern, so wäre es logisch gewesen daraus zu schließen, dass die Sehnenreflexe entweder in keiner Beziehung zu dem Höhegrad des Muskeltonus stehen, oder dass der Mangel des Kleinhirns anstatt Atonie, wie ich behaupte, vielmehr Hypertonie, Steigerung des Muskeltonus, bewirke.

(Schluss folgt.)

Kann ein zu einem Eisklumpen gefrorenes Tier wieder lebendig werden?

Von Prof. Dr. W. Kochs.

Ob und inwieweit das Wasser tierischer Gewebe gefrieren kann, ohne dass diese, beziehungsweise das ganze Tier, absterben, ist trotz vielfacher Beobachtungen und Erörterungen noch immer nicht sicher entschieden. Für die Wiederbelebung ganz oder teilweise erfrorener Menschen und Tiere ist eine genaue Kenntnis der bei starker Abkühlung in den Geweben stattfindenden Vorgänge von großer praktischer Bedeutung, weil nur hierdurch die einzig richtigen Maßnahmen zur Wiederbelebung erkannt werden können. Es dürfte auch lehrreich sein, schließlich zu erfahren, welche physikalischen Gesetze speziell

beim Hartfrieren eines lebenden Gewebes zur Geltung kommen und wie die vielfach sich widersprechenden Beobachtungen zu erklären sind.

In früheren Arbeiten¹⁾ habe ich durch Versuche und Erläuterung der betreffenden physikalischen Vorgänge dargethan, dass Tiere, bei denen durch Abkühlung alles in ihrer Leibessubstanz enthaltene Wasser ankrystallisiert ist, niemals mehr lebendig werden können.

Völliges Ausfrieren des Wassers aus den Körpergeweben bedeutet völlige Eintrocknung, Abscheidung sämtlicher gelöster und locker chemisch gebundener Gase, sowie Auskrystallisieren der Salze. Hierdurch wird aber notwendig die Struktur des Protoplasmas sowie sein chemisches und physikalisches Gefüge zerstört.

Der Tod erfolgt durch diese Trennung der Bestandteile der lebendigen Substanz und nicht durch die große Abkühlung. Es ist mir mehrfach gelungen, Wasser, in dem sich einige Blutegel befanden, auf -45° abzukühlen, ohne dass Eisbildung erfolgte. Die Tiere blieben alsdann lebendig. Nur wenn Krystallisation des Wassers um die Tiere herum eintrat, und sich in ihre wasserreichen Gewebe fortsetzte, starben die Tiere.

Nun wird aber von ausgezeichneten Beobachtern berichtet, dass zu einem festen Eisklumpen gefrorene Tiere beim Auftauen wieder lebendig geworden wären. So sagt Pflüger²⁾: „Eine große Zahl von Thatsachen beweist, dass alle Lebensprozesse in den Organen der Tiere und Pflanzen durch Abkühlung an Energie abnehmen und bei hinreichend niedriger Temperatur zum Stillstande kommen. Das gilt selbst dann, wenn ein Tier zu einem festen Eisklumpen gefroren ist“.

Zahlreiche Versuche, welche ich gelegentlich immer wieder anstellte, überzeugten mich, dass die Möglichkeit des Wiederlebendigwerdens eines zu einem Eisklumpen gefrorenen Frosches nicht mehr bestreitbar ist. Für das Gelingen des Experimentes schreiben manche Beobachter langsames Abkühlen und langsames Auftauen vor. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln scheint der Versuch übrigens sehr selten gut gelungen zu sein.

Wie ist aber diese Thatsache mit den oben ausgesprochenen zweifellos richtigen Sätzen über die Vorgänge beim Einfrieren eines Tieres zu vereinigen?

1) W. Kochs, Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biol. Centralblatt, 1890, X, Nr. 22.

Derselbe, Ueber die Ursachen der Schädigung der Fischbestände im strengen Winter. Biol. Centralblatt, 1891, XI, Nr. 15 u. 16.

Derselbe, Ueber die Vorgänge beim Einfrieren und Austrocknen von Tieren und Pflanzensamen. Biol. Centralblatt, 1892, XII, Nr. 11 u. 12.

2) C. F. W. Pflüger, Die allgemeinen Lebenserscheinungen. Bonn 1889. Seite 24.

Unerwartet habe ich jetzt bei Versuchen über Krystallbildung in wässerigen Lösungen die Aufklärung gefunden.

Wenn man eine konzentrierte Kochsalzlösung auf -10° abkühlt, wird man weder bemerkenswerte Ausscheidung von Kochsalz noch Eisbildung bemerken. Wenn man aber eine bei Stubentemperatur gesättigte Kupfersulfat- oder Magnesiasulfatlösung auf -10° abkühlt, bilden sich je nach der Schnelligkeit der Abkühlung einige mehr oder minder große Krystalle, die ganze Masse erstarrt aber zu hellblauem oder grauem trübem Eise. Eine genauere Betrachtung zeigt, dass dieses Eis sehr schön strahlig gewachsen ist und sich von gefrorenem reinen Wasser auf den ersten Blick unterscheidet. Dreht man das Gefäß um so läuft keine Flüssigkeit aus, erst wenn man den blauen oder den grauen Eisklumpen verletzt, läuft in der Kälte alsbald konzentrierte Kupfersulfat- bzw. Magnesiasulfatlösung langsam aus und man behält ein schwammähnliches Gerippe von reinen weißen Eisnadeln, welche nach sorgfältigem Abtropfen der Salzlösungen in der Kälte beim Auftauen reines Wasser ergeben. Für gewöhnlich sehen wir aus einer gesättigten Salzlösung, bei Abkühlung, Krystalle des betreffenden Salzes sich abscheiden oder ausfrieren. Dann kommt bei weiterer Abkühlung ein Punkt, wo das Salz aufhört auszukristallisieren und nun der größte Teil des Wassers sich krystallinisch abscheidet. Eine konzentrierte Kochsalzlösung und eine konzentrierte Kupfersulfatlösung verhalten sich beim Ausfrieren bei mäßiger Kälte bis -15° grundverschieden. Aus der Kupfersulfatlösung friert der größte Teil des Wassers aus, so dass alles eine feste Masse wird, aus der Kochsalzlösung friert kein Eis aus, sie bleibt ganz flüssig.

Folgender leicht anzustellende Versuch zeigt die inbetracht kommenden Verhältnisse deutlich und übersichtlich. Man füllt ein größeres Reagenzglas etwa $\frac{1}{3}$ mit konzentrierter Kochsalzlösung und schichtet darüber destilliertes Wasser, so dass möglichst geringe Vermischung eintritt. Schon bei einer Temperatur von -5° sieht man in den obersten Schichten sehr bald Eiskrystalle, welche in langen Spießen in die Tiefe vordringen. Aber selbst bei -15° wird eine gewisse Grenze nicht überschritten. Die unteren konzentrierten Schichten bleiben ganz eisfrei, selbst bei -20° , wie ich mich mehrfach überzeugen konnte. Von der geschichteten Kochsalzlösung kann man das Eis abheben und abtropfen lassen. Beim Auftauen dieses Eises erhält man süßes Wasser. Das Ausfrieren des Wassers findet aus Lösungen fast aller anderen Salze viel leichter statt wie aus Kochsalz oder gar Chlorcalciumlösungen.

Aus Eiweißlösungen, wie sie sich bei lebenden Wesen finden, friert das Wasser ebenfalls sehr schwer und nur bei hohen Kältegraden aus. Den Inhalt eines Hühnereies habe ich, ohne den Dotter zu zerreißen, in einem Becherglase mit destilliertem Wasser überschichtet, 3 Stunden

einer Temperatur von -10° ausgesetzt. Das Wasser war schnell von den Wänden aus strahlig gefroren. Die ausgeschiedene Luft war in nach dem Inneren zeigenden röhrenförmigen Räumen im Eise sichtbar. Das Eiweiß befand sich, wie die flottierenden Chalazen zeigten, völlig flüssig, in einem paraboliden Raume scharf abgegrenzt, ganz von durchsichtigem Eise umschlossen. Nach 10 Stunden bei schließlich -16° war das ganze Ei eine solide von klarem Eise umschlossene Masse. Mit einem starken Messer spaltete ich den Klumpen durch und nun zeigte sich, dass der Eidotter und das Eiweiß leicht schneidbar waren, während das umgebende reine Eis höchstens spaltbar war. Schon die Betrachtung mit der Lupe ergab, dass zwischen dem Gewirre kleiner Eisnadeln sowohl Eiweiß wie Eigelb als zähe Flüssigkeit vorhanden waren. Nur eine sehr stark mit Wasser versetzte Eiweißlösung friert steinhart, weil die Masse des Eises eben überwiegt.

Aus dem Angeführten ergibt sich zunächst als allgemein giltig, dass je wasserreicher die Gewebe eines Tieres oder einer Pflanze sind um so leichter Eisbildung im Inneren derselben bzw. Hartfrieren eintritt. Ein sehr wasserreiches Tier kann zu einem steinharten Klumpen gefrieren ohne, dass seinen Geweben soviel Wasser entzogen wird, dass die oben beschriebene tödliche Zersetzung eintreten muss. Wenn man ein solches steinhart gefrorenes Tier zerschneidet, sieht man makroskopisch und noch deutlicher mikroskopisch zwischen den die Gewebe durchsetzenden Eisnadeln träge bewegliche Flüssigkeit. Ob ein solches Tier nach dem Auftauen noch weiter leben kann, hängt offenbar davon ab, wie langsam das Auftauen stattfindet und eine wie große Menge des im Tierkörper enthaltenen Wassers zu Eis geworden war.

An dünnen Schnitten durch die Gewebe sieht man unter dem Mikroskop beim Auftauen die Eisnadeln sich in Tröpfchen destillierten Wassers verwandeln. Zwischen diesen und der konzentrierten Eiweißlösung des Blutes und des Gewebesafte entstehen sofort heftige Diffusionsströme, welche solche Zerstörungen der feineren Strukturen bewirken, dass eine Lebensthätigkeit nicht mehr stattfinden kann. Wegen dieses heftigen bei Berührung mit tierischen und pflanzlichen Geweben bewirkten Diffusionsstromes wirkt destilliertes Wasser auf lebende Gewebe in kurzer Zeit tödlich. Wie viel mehr muss dieses in unserem Falle statthaben, wo das Gewebe mit Eiskristallen durchsetzt ist, welche ziemlich gleichzeitig zu unzähligen Tröpfchen reinen Wassers werden und aller Orten ihre zerstörende Thätigkeit gleichzeitig beginnen.

Auftauen erfrorener Tiere und Pflanzen sowie erfrorener Glieder bei Menschen hat daher so langsam, wie nur irgend möglich, zu geschehen. Hat das Erfrieren bei -5° z. B. stattgefunden, so kann ein Aufenthalt bei -2° den Zustand nicht mehr verschlimmern, im

Gegenteil, es werden schon Auftauungen einzelner Eiskrystalle beginnen, wie weiter unten noch näher begründet wird. Auch nur sehr allmählich darf die Umgebungstemperatur auf 0° gebracht werden, weil sonst schnelles sicher tödliches Auftauen aller Eiskrystalle stattfindet.

Die alte Regel, erfrorene Glieder in Schnee einzupacken und den Erfrorenen nicht sogleich in einen geheizten Raum zu bringen ist also durchaus richtig und ohne ihre Befolgung eine Rettung nur in seltensten Fällen bei geringen Erfrierungsgraden möglich. Aus dem gleichen Grunde werden die Pflanzen oft weniger durch den starken Frost als die unmittelbar hernach wirkenden Sonnenstrahlen zerstört. Sehr trockene pflanzliche Gewebe werden erst bei größerer Kälte Eis in den Geweben bilden, während im Frühjahr, wenn der Saft bereits zu steigen begonnen hat, ein gelinder Frost bereits große Zerstörungen anrichten kann.

Betrachten wir nun die bei den beschriebenen Versuchen obwaltenden Verhältnisse in rein physikalisch-chemischer Hinsicht.

Wenn aus einem flüssigen Gemische eine Substanz in festem Zustande ausscheidet, so wird allgemein sich die Zusammensetzung ändern und zwar muss diese Aenderung immer in dem Sinne erfolgen, dass der Erstarrungspunkt der zurückbleibenden Flüssigkeit sinkt¹⁾. Dieser Satz bildet ein Analogon zu dem, dass der Siedepunkt eines Gemisches während der Destillation steigt. Die Beschaffenheit des ausfrierenden festen Teiles ist hierfür ohne Belang. Durch fortgesetztes Ausfrieren einer oder mehrerer Substanzen aus einem flüssigen Gemisch erhält man schließlich eine Flüssigkeit von niedrigstem Gefrierpunkte. Diese Flüssigkeit erstarrt dann ganz bei konstant bleibender Temperatur. Besteht ein flüssiges Gemisch nur aus 2 Stoffen, wovon einer fest ausfällt, so liegt der Gefrierpunkt der flüssigen Mischung stets niedriger als derjenige der flüssigen Komponente. Der Gefrierpunkt jeder wässrigen Lösung liegt daher tiefer als der des reinen Wassers.

Beim Ausfrieren des Wassers aus tierischen Geweben findet vor allem eine Konzentration des Eiweißgehaltes der Gewebesäfte statt. Kann hierdurch der Gefrierpunkt wesentlich sinken? Kolloidale Lösungen haben im Einklang mit der außerordentlichen Kleinheit des bei ihnen beobachteten osmotischen Druckes einen von dem des reinen Wassers nur sehr wenig verschiedenen Gefrier- und Siedepunkt. So gibt Sabanejew und Alexandrow²⁾ folgende mit Eialbumin erhaltene Zahlen:

1) W. Nerust, Theoretische Chemie. Stuttgart 1893. S. 110.

2) W. Nernst, l. c. S. 327.

3) Zeitschrift f. physik. Chemie, A. 88 (1892).

Menge des Eiweiß in 100 g Wasser

14,5

26,1

44,5

Gefrierpunkterniedrigung

0,020

0,037

0,060.

Der Eiweißgehalt der Körpersäfte ist demnach kaum im Stande eine wesentliche Gefrierpunkterniedrigung herbeizuführen.

Der Salzgehalt des menschlichen Blutes ist 0,85%, vornehmlich Kochsalz und Natriumkarbonat. Kochsalz ist 4,92 per Mille im Menschenblutserum enthalten, also fast 0,5%. Ueber den Salzgehalt des Froschblutes habe ich keine Angabe finden können. Bekannt ist, dass Meerwasser, welches rund 3% Salze enthält, wovon 2,5% Kochsalz, erst bei -3° anfängt zu frieren. Hierbei ist jedoch zu bedenken, dass durch das Ausfrieren süßen Eises die Konzentration des darunter befindlichen Meerwassers nicht merklich größer wird infolge der großen Masse. Bildet sich aber in Körperflüssigkeiten Eis, steigt die Konzentration der Salzlösung gleich erheblich und mit ihr sinkt der Gefrierpunkt so, dass bald die weitere Eisbildung aufhört. Trotz eingehender Studien speziell von Rüdorff (1861) und Coppet (1871) haben sich keine einfachen allgemein gültigen Gesetzmäßigkeiten für die Gefrierpunkterniedrigung, welche Wasser durch Auflösen von Salzen erfährt, ergeben, weil durch die elektrolytische Dissoziation der Salze in wässriger Lösung komplizierte Verhältnisse geschaffen werden. Raoult hat dann dieselben Studien mit Körpern der organischen Chemie gemacht und folgenden merkwürdigen Satz erweisen können: Löst man in einem beliebigen Lösungsmittel äquimolekulare Mengen beliebiger Substanzen auf, so wird der Gefrierpunkt um gleich viel erniedrigt.

Physikalisch-chemische Ursachen sind es also, welche das Auskrystallisieren des Wassers im tierischen Körper bei mäßigen Kältegraden längere Zeit verhindern, und wenn dieses doch eingetreten, bald eine Grenze setzen, die nur durch sehr viel größere Kältegrade weiter verschoben werden kann.

Für die Erhaltung des Lebens ist offenbar das langsame Einfrieren weniger gefährlich als das plötzliche Auftauen. Mit Recht sollen daher erfrorene Glieder in einem kalten Raume durch Reiben mit Schnee aufgetaut werden, mit Recht schützen die Gärtner die Pflanzen mehr gegen die Strahlen der winterlichen Sonne als gegen die kalte Luft der Nächte.

Wenn nun nach obigen Auseinandersetzungen die Möglichkeit der Wiederbelebung eines zu einem Eisklumpen gefrorenen Tieres zweifellos ist, so dürfte sich dieses doch nur äußerst selten bei glücklichem Zusammentreffen aller Bedingungen und kurzer Dauer des gefrorenen Zustandes ereignen.

Bonn, 12. Februar 1896.

Ueber den Unterschied in den Aufgaben wandernder und stabiler Süßwasserstationen.

Von Dr. Otto Zacharias in Plön.

Als ich vor nunmehr fünf Jahren ernstliche Vorbereitungen dazu traf, im Zentrum des ostholsteinischen Seengebiets ein biologisches Laboratorium zu begründen, da wurde mir von schätzbarster Seite zu bedenken gegeben, ob es nicht vielleicht praktischer sei, anstatt eines sesshaften Instituts lieber eine sogenannte „fliegende“ Station zu errichten, d. h. ein Wander-Observatorium, welches man nach einer Anzahl von Jahren wieder abbrechen und am Ufer eines anderen Seebeckens aufstellen könne. Ich habe mir damals diesen Vorschlag sehr genau überlegt, weil derselbe von einem unserer namhaftesten Universitätszoologen ausging. Schließlich bin ich aber doch dahin gelangt, einer stabilen Station den Vorzug vor einer beweglichen zu geben, und zwar aus folgenden Gründen.

Ich hatte in den Jahren 1883—1889 zahlreiche Exkursionen an die verschiedensten einheimischen Binnenseen unternommen, um in kursorischer Weise den faunistischen und floristischen Bestand einer Reihe solcher Gewässer festzustellen. Bei dieser Beschäftigung wurde ich alsbald gewahr, dass es in sehr vielen Fällen darauf ankommt, frisches Material an Ort und Stelle zu untersuchen, weil eine naturgetreue Konservierung mikroskopischer Organismen von allerlei Zufällen abhängig ist und daher nicht immer gelingt. In letzterem Falle wird dann die nachfolgende Bestimmungsarbeit sehr erschwert oder überhaupt illusorisch gemacht. Dazu kommt aber noch der fast völlige Mangel an Litteratur auf derartigen Forschungsreisen und die vollkommen ausgeschlossene Möglichkeit, ein bestimmtes Objekt längere Zeit hindurch zu kultivieren, bezw. dasselbe in seinen verschiedenen Lebensphasen zu beobachten. Das Alles wird auf Exkursionen schmerzlich empfunden und der nomadisierende Naturforscher kommt allgemach zu der Einsicht, dass die wissenschaftliche Ausbeute solcher Touren in gar keinem Verhältnisse zu den ausgestandenen Unbequemlichkeiten und der aufgewandten Zeit steht. Nicht in gleich hohem Grade, aber immerhin noch fühlbar genug, beeinträchtigt auch die unzulängliche Ausrüstung einer Wanderstation den Betrieb eingehender Studien, weil selbstverständlich weder die instrumentalen noch die litterarischen Hilfsmittel hier in dem Maße zugebote stehen können, wie in einer für die Dauer eingerichteten Anstalt. Auch sind Wanderstationen lediglich nur während der wärmeren Monate des Jahres benutzbar; im Winter, wo doch auch interessante Beobachtungen zu machen sind, würde selbst der glühendste Eifer für die Wissenschaft nicht hinreichen, irgend

welchen Forscher zum Ausharren in den frostigen Räumlichkeiten eines aus Holz gezimmerten Arbeitsschuppens zu bewegen.

Da ich nun von Anfang an darauf ausging, eine durch alle Jahreszeiten sich erstreckende Untersuchung eines größeren Binnensees vorzunehmen, so fiel meine definitive Entscheidung zu Gunsten einer sesshaften Station aus, weil nur innerhalb der schützenden Mauern einer solchen die experimentellen, optischen und litterarischen Erfordernisse zu finden sein können, welche der Wissenschaftsmann zur Ausübung seiner Thätigkeit bedarf.

Was aber speziell die Plöner Station betrifft, so kommt besonders in Betracht ihre bevorzugte Lage an einem der mächtigsten Seen Norddeutschlands, dessen Flächengröße mehr als 30 Quadratkilometer beträgt. Ein solches Wasserbecken bietet bei seinen bedeutenden Tiefenverhältnissen sehr mannigfaltige Lebensbedingungen dar und besitzt demgemäß einen großen Reichtum von Tieren und Pflanzen¹⁾. Dieser Umstand war mir durch eine früher (1886) vorgenommene Exploration bereits bekannt, so dass ich ihn zuversichtlich mit in Anschlag bringen konnte, als ich mich für die Errichtung einer Dauerstation am großen Plöner See entschied. Denn natürlich kann eine fixierte Anstalt ihren Zweck nur an einem sehr reichhaltigen See erfüllen, welcher auf lange Zeit hinaus das wissenschaftliche Interesse zu fesseln im Stande ist. Letzteres knüpft sich aber nicht bloß daran, dass immerfort neue Arten aufgefunden werden, sondern ebenso und noch weit mehr an die Ermittlung solcher Thatsachen, welche Licht auf die oft noch ganz problematischen Lebensverhältnisse längst bekannter Wasserorganismen werfen, hinsichtlich deren man noch so gut wie nichts weiß. Ueberhaupt ist unsere Kenntnis der Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers in der angedeuteten Hinsicht bisher noch stiefmütterlicher behandelt worden, als diejenige des Meeres, weil man sich nicht dazu entschließen konnte, behufs Gewinnung eines tiefern Einblicks in die Flora und Fauna der heimatlichen Gewässer ähnliche Vorkehrungen zu treffen, wie sie längst zu Gunsten des zoologischen und botanischen Studiums ausländischer Meeresteile im Betriebe waren. Es war eben die Meinung verbreitet, dass die Errichtung von Süßwasserstationen sich nicht lohnen würde, während gerade das strikte Gegenteil davon der Wahrheit entspricht, wie es die vielen neuen Thatsachen beweisen, zu deren Entdeckung die Plöner Süßwasserstation schon innerhalb der kurzen Zeit ihres Bestehens Gelegenheit gegeben

1) Verzeichnisse der einzelnen Arten sind in den bisher erschienenen „Forschungsberichten aus der Plöner Station“ (Verlag von R. Friedländer und Sohn in Berlin) publiziert worden. Vergl. Heft I, II u. III (1893, 1894 u. 1895) derselben. Z,

hat. Das beste Zeugnis aber für die Erspriesslichkeit der von mir und meinen hiesigen Mitarbeitern zu Plön in Angriff genommenen Untersuchungen liegt darin, dass man den notorisch eingetretenen Erfolg schon als etwas ganz Selbstverständliches hinzustellen beginnt. So schreibt Dr. W. Weltner in einer Besprechung des II. Teils meiner Forschungsberichte: „Dass aus der Plöner Station manche wertvolle Entdeckung hervorgehen würde, haben wohl Alle vorausgesehen“¹⁾. So dankbar ich für die in diesen Worten enthaltene Würdigung meiner Bestrebungen bin, so muss ich doch meiner Verwunderung darüber Ausdruck geben, dass die Begründung einer Anstalt, deren wissenschaftlicher Nutzen von „Allen“ vorausgesehen wurde, nicht schneller zur Verwirklichung kam. Ich erinnere mich noch ganz deutlich, dass ich — einige rühmliche Ausnahmen abgerechnet — allerwärts auf die größte Indifferenz stieß, wenn ich Propaganda für das Projekt einer Süßwasserstation zu machen versuchte²⁾.

Die Ergebnisse der Forschung in dem vierjährigen Zeitraum des Bestehens der Station zeigen, dass es eine große Anzahl interessanter Aufgaben gibt, die am Süßwasser allem Anschein nach eher gelöst werden können, als am Meere. Dazu gehört in erster Linie die Erforschung der Lebensbedingungen und der gegenseitigen Abhängigkeit aller Bestandteile der bunten Gesellschaft von mikroskopischen Organismen, welche man als das „Plankton“ bezeichnet. Was für den Astronomen die Milchstraße mit ihren zahlreichen Sternenhaufen und Nebelflecken, das ist für den Hydrobiologen jenes wunderbare Gemisch von kleinen und größern Lebewesen, welches jahraus jahrein in wechselnder Menge unsere Landseen erfüllt, ohne dass man es bis auf die neueste Zeit eines gründlichern Studiums für wert erachtet hätte. Hierzu haben erst V. Hensens biologische Meeresuntersuchungen den Anstoß gegeben, deren Methoden und Gesichtspunkte alsbald auf die Verhältnisse des Süßwassers übertragen wurden. Wie die weiten Gefilde des Ozeans, so beherbergen bekanntlich auch unsere Binnenseen und größern Teiche eine beständig schwebende Welt von Pflanzen und Tieren, deren einzelne Individuen oder Kolonien sich namentlich in den obersten Wasserschichten zusammenschaaren, weil dort die

1) Vergl. Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften, Heft 5, Berlin 1894.

2) Einer der Nicht-Indifferenten war allerdings auch Se. Excellenz der damalige Kultusminister Dr. v. Gossler, mit dessen Hilfe es denn auch schließlich gelang, das Plöner Forschungsinstitut ins Leben zu rufen. Dies möchte ich hier besonders hervorheben. Ohne Herrn v. Gossler und die bereitwillige Unterstützung, welche ich gleichzeitig bei Herrn Geheimrat Dr. Althoff, dem Decernenten für das preußische Universitätswesen, fand, wäre nichts Nachhaltiges für die Realisierung meines Planes geschehen.

Lichteinwirkung am intensivsten ist. Selbst in den härtesten Wintermonaten und unter fußdickem Eise gedeiht hier zu gewissen Zeiten eine üppige Vegetation von Diatomeen, deren ungeheure Menge dem Wasser eine gelbliche Färbung verleiht. Das pflanzliche Leben dominiert während der kältesten Jahreszeit im Plankton, wogegen die Fauna stark reduziert erscheint und nur aus wenigen Arten besteht. Bei fortschreitender Erwärmung der Seen ändert sich das Verhältnis. Die tierischen Komponenten des Plankton werden zahlreicher und an die Stelle der einförmigen Diatomeenflora des Winters tritt im Frühjahr eine solche von größerem Artenreichtum. Dazwischen tauchen auch andere mikroskopische Wesen auf, welche mit Sicherheit weder zu den vegetabilischen noch zu den animalischen Organismen gezählt werden können, so dass man von ihnen nicht genau weiß, ob sie zu den Produzenten oder zu den Konsumenten in der Gesamtoökonomie unserer Seebecken gehören. Jedenfalls ist aber vom Monat April an für die größern Planktontiere — die Rotatorien und Krebse — der Tisch reichlich gedeckt, womit dann auch das ganze Lebensgetriebe im Wasser von Woche zu Woche eine größere Mannigfaltigkeit darbietet. Letztere pflegt im Juli ihren Höhepunkt zu erreichen. Dann aber geht es wieder bergab: manche Arten zeigen eine schnellere, manche eine langsamere Abnahme ihres Individuenbestandes, während bei gewissen anderen noch keine Tendenz zu einer Verringerung der Anzahl bemerkbar ist. Schließlich aber kommt doch in jedem Jahre der Zeitpunkt heran, wo das Plankton nicht bloß arm an Arten, sondern auch arm an Individuen wird, was sich aber vorwiegend auf die Vertreter des Tierreichs bezieht¹⁾, da die Mikroflora — wie schon erwähnt — selbst mitten im Winter ausreichende Bedingungen zu einer quantitativ großartigen Entwicklung findet.

Aber welche Fülle von Problemen umfasst das zeitlich so bestimmt geregelte Kommen und Gehen der verschiedenen Planktonformen, deren Periodizitätsverhältnisse nur in den engsten Grenzen variabel sind! Und wie wunderbar erscheint die Anpassung jener Formen nicht allein an das umgebende Medium im Hinblick auf mannigfache Vorkehrungen zur Erhöhung der Schwebefähigkeit und zum Schutze vor gefräßigen Feinden, sondern auch in der Weise, dass sich eine gegenseitige Abhängigkeit im Vorkommen bei zahlreichen Arten geltend macht, die nicht bloß darauf beruht, dass die eine der andern zur Nahrung dient. Dazu gesellen sich noch Fragen nach der vertikalen und horizontalen Verteilung des Plankton innerhalb der Wasserbecken, nach der Fähigkeit limnetischer Organismen zu aktiven oder passiven Wanderungen,

1) Vergl. die Planktonprotokolle aus der Plöner Station in den jüngsten Nummern des „Zoolog. Anzeiger“ von 1895.

nach den Bedingungen ihres besonders massenhaften Gedeihens, ihres Verhaltens gegen schädliche Einflüsse, gegen verschiedene Intensitäten der Beleuchtung und der Wasserwärme u. s. w. — wahrlich lauter Fragen und Probleme, die nicht im Fluge zu lösen sind, sondern im Gegenteil jahrelange Untersuchungen und Beobachtungen nötig machen, wenn sie einigermaßen geklärt werden sollen. Und somit wird die Anlage einer Dauerstation für Forschungen dieser Richtung jedem gerechtfertigt und begreiflich erscheinen, der selbst einmal längere Zeit hindurch auf dem Gebiete der Süßwasser-Biologie gearbeitet und sich von der Reichhaltigkeit des Materials überzeugt hat, welches jeder größere See für eine wissenschaftliche Beschäftigung darbietet, gleichviel ob dieselbe das Plankton oder die Uferfauna sich zum Gegenstande wählt. Allerdings haben die Arbeiten, welche hier in Plön ausgeführt worden sind, selbst erst Erhebliches dazu beigetragen, dass man sich in Fachkreisen mehr und mehr mit dem Studium des lakustrischen Lebens befreundet hat. Aber ganz ohne Bedenken ist diese Freundschaft noch nicht. Denn mancherseits wird immer noch daran gezweifelt, dass ein einziger großer See im Stande sei, eine Dauerstation, wie die hiesige ist, fortgesetzt im Betriebe zu erhalten, und dass sich das augenblicklich sehr fruchtbar erscheinende Feld der Süßwasserbiologie auch nach Jahrzehnten noch so ergiebig erweisen werde, als eben. Solchen Befürchtungen gegenüber gestatte ich mir nochmals auf die große Zahl der Fragen hinzuweisen, welche schon oben angeführt worden sind; dieselben können gleichzeitig als Beleg dafür gelten, dass es mit der Erschöpflichkeit des betreffenden Forschungsgebietes noch gute Weile hat. Taxieren freilich kann gegenwärtig Niemand mit ausreichender Sicherheit, wie lange der Große Plöner See als Forschungs-Objekt vorhalten werde. Mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit glaube ich aber annehmen zu können, dass mindestens noch ein Jahrzehnt auf die zoologisch-botanische Untersuchung dieses mächtigen Wasserbeckens verwandt werden muss, um sie zu einem gewissen Abschluss zu bringen.

Wer die baltische Seenplatte bereist hat, wird wissen, dass die auf derselben gelegenen Wasseransammlungen bis nach Ostpreußen und Russland hin einen gemeinsamen Charakter tragen. Sie sind fast sämtlich frei von größern Zuflüssen und bilden nahezu vollständig abgeschlossene Becken. Ich kenne eine große Anzahl derselben aus eigener Anschauung, namentlich die westpreußischen, die ich 1886 in biologischer Hinsicht genauer untersucht habe¹⁾. Der Große Plöner See unterscheidet sich in keinem wesentlichen Punkte von seinen baltischen

1) Vergl. O. Zacharias, Faunistische Studien in westpreußischen Seen. Schriften d. naturf. Gesellschaft in Danzig, 6. Bd., 1887.

Genossen und darum sind die an ihm angestellten Forschungen in ihren Ergebnissen als typisch für die lange Reihe von Binnen-Seen zu betrachten, welche zwischen Kiel und Königsberg liegen. Anstatt nun, wie es mehrfach in Vorschlag gebracht worden ist, eine Wanderstation von See zu See rücken zu lassen und Süßwasseruntersuchungen in dieser Weise vorzunehmen, halte ich es nach dem Dargelegten für weit zweckentsprechender, ein einziges Wasserbecken gründlich zu studieren. Denn die Ergebnisse, welche auf diese Weise gewonnen werden, müssen wegen der bessern Hilfsmittel, die einem seßhaften Untersucher zugebote stehen, viel reicher und mannigfaltiger ausfallen, als bei der Unruhe und den Unbequemlichkeiten eines wissenschaftlichen Nomadendaseins. Und da das Meiste, was am Plöner See erforscht wird, auch für alle analogen Gewässer prinzipielle Giltigkeit besitzt, so sehe ich nicht ein, welchen Vorzug eine Wanderstation vor einer stabilen haben sollte, wenn es sich um grundlegende Untersuchungen, d. h. um Feststellung der allgemeinen biologischen Gesetzmäßigkeiten handelt, welche in einem einheitlichen Seengebiet herrschend sind. Solche Beobachtungen können, wie mich dünkt, nur in einer Dauerstation vorgenommen werden.

Anders hingegen liegt die Sache, wenn es auf die praktische Anwendung der in einer seßhaften Forschungsstätte gewonnenen Erfahrungen abgesehen ist, wie dies bei Verfolgung von Spezialzwecken innerhalb des Fischereiwesens vorkommt. Dann stehen keine wissenschaftlichen Probleme mehr in Frage, sondern es werden Auskünfte und Ratschläge verlangt, welche die mannigfaltigen Beziehungen einer bestimmten Fischfauna zu ihrem Element betreffen. Da kann z. B. bei einem Interessenten der Wunsch rege werden, Näheres über die Ernährungs- und Wachstumsverhältnisse einer seltenen Species — sagen wir der Großen Maräne — zu wissen. Denn wie kommt es wohl, so fragt man sich, dass diese schmackhaften Tiere in dem einen See gedeihen, während sie in dem andern verkümmern, bzw. aussterben? Liegt es an der Wasserbeschaffenheit, ist der bezügliche See nicht tief genug, fehlt es darin an dem natürlichen Futter für die Maränen? Die Antwort auf solche Fragen soll nun der Süßwasser-Biolog finden. Zu diesem Behufe schickt man ihn nach einem brandenburgischen oder pommerschen Gewässer, welches für sehr maränenreich gilt. Dort muss er die speziellen Lebensbedingungen der Coregonen studieren, Magenuntersuchungen bei frischgefangenen Fischen vornehmen, Temperaturen messen und Lothungen ausführen. Das nennt man dann einen Wanderbiologen, der sein fliegendes Laboratorium entweder in einem Hôtelzimmer oder in einem temporär zu diesem Zwecke errichteten Holzschuppen aufschlägt, um hier mehrere Monate (oder auch einige Jahre hindurch) gewissen dunklen Punkten des Maränen-Lebens nachzuspüren. Die Wichtigkeit derartiger Untersuchungen für

die Fischereiwirtschaft liegt auf der Hand und ich bin der Letzte, der diesen Umstand verkennt. Ich muss jedoch in Abrede stellen, dass durch derartige Wanderstationen die Süßwasserbiologie als Wissenschaft gefördert wird, wozu doch mindestens ebensoviel Veranlassung vorliegt, als zur Wahrnehmung der Interessen des Fischereiwesens. Den Wanderstationen würde sogar in dem Falle, dass man dieselben in den Dienst der Zoologie und Botanik stellen wollte, eine nur sekundäre Bedeutung im Vergleich zu den stabilen beizumessen sein. Es würden auf diese ambulante Art zwar sicher noch Dutzende von neuen Species entdeckt und auch Daten bezüglich der geographischen Verbreitung vieler niederer Organismen gewonnen werden, aber die geleistete Arbeit würde doch im Wesentlichen auf Pionierdienste hinauslaufen, wobei die eigentliche Forschungsthätigkeit, deren Hauptziele ich auf S. 383 näher bezeichnet habe, sehr zu kurz käme. Ich kann um so objektiver in diesem Bezug urteilen, als ich vor Begründung der Plöner Biologischen Station fünf volle Jahre lang Wanderuntersucher war und nunmehr den Unterschied erkenne, der zwischen meinen Ergebnissen von damals und denen von heute besteht. Ich meine namentlich den Unterschied in der Mannigfaltigkeit und der wissenschaftlichen Wichtigkeit des Erforschten.

Uebrigens schließt ja die Einrichtung einer sesshaften Station garnicht aus, dass von ihr aus gelegentlich auch weitere Ausflüge unternommen werden, wenn dies behufs Anstellung von Vergleichen sich als notwendig erweist. So gedenkt z. B. einer meiner Herrn Mitarbeiter die größeren Seen Lauenburgs, Mecklenburgs und Pommerns von Plön aus in der Absicht zu bereisen, die Planktonproduktion derselben mit derjenigen des hiesigen großen Sees inbetroff gewisser wichtiger Punkte zu vergleichen. Und zwar soll das sowohl in qualitativer als auch in quantitativer Hinsicht geschehen. Es können somit Untersuchungen, die streng genommen in das Programm einer Wanderstation gehören, ganz wohl auch von einer Dauerstation aus betrieben werden, wenn letztere geographisch günstig gelegen ist und über genügende Mittel verfügt, um die Ausgaben für derartige Ausflüge bestreiten zu können.

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung E d u a r d B e s o l d, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Mai 1895.

Nr. 10.

Inhalt: Roux, Ueber die „morphologische Polarisation“ embryonaler Objekte durch den elektrischen Strom, insbesondere über die „Spezialpolarisation“ und die „Generalpolarisation“ des in Zellen getheilten Eies. — Schultz, Ueber den Prozess der Exkretion bei den Holothurien. — Fährbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane (15. Stück). — Luciani, Ueber Ferrier's neue Studien zur Physiologie des Kleinhirns (Schluss). — Zschokke, Die biologische Station zu Plön nach den Forschungsberichten. Teil 2 u. 3. — Marshall, Lectures on the Darwinian theory. — L. u. C. Schröter, Taschenflora des Alpen-Wanderers.

Ueber die „morphologische Polarisation“ embryonaler Objekte durch den elektrischen Strom, insbesondere über die „Spezialpolarisation“ und die „Generalpolarisation“ des in Zellen getheilten Eies.

Von **Wilhelm Roux** in Innsbruck.

Im Jahre 1891 habe ich eine Abhandlung über die von mir entdeckte „morphologische“ Polarisationsfähigkeit der Wirbeltiereier und -Embryonen veröffentlicht¹⁾, aus welcher ich hier einige Ergebnisse kurz berichten möchte, da bis jetzt kein physiologischer Bericht und keine Schrift über allgemeine oder spezielle Physiologie von diesen Ergebnissen Notiz genommen hat.

Die zu schildernde, typische Lokalisation der Erscheinungen tritt auf, wenn die betreffenden lebenden Objekte nicht direkt von den auf sie aufgelegten Elektroden aus, sondern in einem Elektrolyten liegend, von ihm ganz umgeben, also nirgend die Elektroden direkt berührend, durchströmt werden. Deshalb habe ich die so behandelten Körper als *Intraelektrolyten* bezeichnet.

1) Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. CI, S. 27—234.

Von den Eiern der Amphibien sei folgender Versuch mitgeteilt:

Man zerschneide die Hoden eines brünstigen Frosches auf einem Objektträger mit einer Scheere und spüle beide in einer Schale mit 20—30 cm³ Wasser ab; gieße danach von der so zubereiteten Samenflüssigkeit in eine runde Glasschale mit ebenem Boden so viel, dass die Flüssigkeit bloß etwa 3 mm hoch steht. Darauf entnehme man dem Uterus eines Weibchens mit ganz trockenem Spatel einen Haufen Eier, bringe ihn in die Flüssigkeit der Schale und rühre rasch um, damit die Eier sich zu einer einfachen Schichte ausbreiten. Nach 10 Minuten wird der Samen abgegossen und durch soviel reinen Wassers ersetzt, dass es etwa 5 mm über den Eiern steht. Nach weiteren 20 Minuten werden die Eier mit einem biegsamen Spatel von dem Boden des Gefäßes durch Unterfahren etwas losgelöst, damit sie sich beim Quellen ihrer Hüllen nicht zu sehr drängen. Die gequollenen Gallerthüllen resp. das Wasser zwischen ihnen dienen als Elektrolyt.

Legt man die beiden Elektroden in die Schale und schließt den Wechselstrom, so zeigen in wenigen Sekunden sämtliche Eier zwei gegen die Elektroden gewendete veränderte „Polfelder“, welche zwischen sich einen unveränderten Aequatorgürtel fassen. Die Grenzlinien der Polfelder aller Eier gegen den zugehörigen Aequator jedes Eies bilden sehr schön die Kurven der „Niveaulinien“ des ganzen elektrischen Feldes — ein sehr schöner Vorlesungsversuch, da man die Schale sogleich herumgeben kann. Die Kurven sind am deutlichsten, d. h. am leichtesten mit bloßem Auge zu sehen bei Eiern von *Rana fusca* und zwar bei Besichtigung der Glasschale von der Unterseite.

Die Polfelder haben eine andere Farbe als der unveränderte Aequator erhalten, ihre Grenze ist bei starkem Strom durch eine tiefe Furche bezeichnet, die Niveaufurche; vom Rande des Aequators schwindet das Pigment um sich in der Mitte anzusammeln, nachdem es am Rande Arcaden gebildet hatte. Im Bereiche der Polfelder wird oft eine helle Substanz durch die Eirinde hindurch ausgeschieden.

Am Triton-Ei sieht man noch manche Besonderheiten dieser von mir als sichtbare oder „morphologische Polarisation“ bezeichneten Veränderungen; letztere Bezeichnung wurde zum Unterschied von der den Physiologen bekannten unsichtbaren „inneren Polarisation“ gegeben. Auch das Fisch-Ei zeigt entsprechende Reaktionen. Auffallend ist bei all diesen Eiern, dass nicht bloß die Kontraktion, sondern auch die strukturellen Veränderungen am „Rande“ des Polfeldes stärker sind als in der Mitte desselben.

Dass die Ränder der Polfelder die Niveaulinien des elektrischen Feldes darstellen ist bloß durch die kugelförmige Gestalt der Eier bedingt; wenn man viele Schrotkörner oder Messingkugeln statt der

Eier in eine Salzlösung legt, bieten daher die Ränder der beim Durchströmen gebildeten Polfelder dieselben Kurven dar.

Da die Stromfäden also rechtwinklig zu diesen Rändern verlaufen, so ist damit eine leicht zu handhabende *Methode* gegeben, um den Verlauf der Stromfäden gegen einen Intraelektrolyten zu ermitteln: man umstellt diesen Körper rings mit zwei Reihen von kleinen in dem betreffenden Elektrolyten reaktionsfähigen Kugeln und durchströmt das ganze Feld. Zu den entstehenden Kurven kann man leicht die Stromrichtungen angehenden Ordinaten denken oder in das Abbild einzeichnen.

Besonders interessant ist das Verhalten bereits mehrfach in Zellen geteilter Eier z. B. vom Frosch, Triton oder Fischen; auch ältere Stadien der Morula, ja die Blastula und Gastrula zeigen ein entsprechendes Verhalten.

Sind diese mehrzelligen Gebilde lebenskräftig, so bildet jede Zelle der Oberfläche des Gebildes für sich ein resp. zwei veränderte Polfelder und zeigt einen unveränderten Äquator: Spezialpolarisation der Zellen des Gebildes.

Ist die Morula oder Blastula dagegen durch Erwärmen auf 40° C, oder durch Abkühlung mit Eis geschwächt, oder ein wenig mit schwacher Karbollsäure vergiftet, so bildet sie beim Durchströmen sogleich oder nach momentaner anfänglicher Spezialpolarisation sehr rasch im Ganzen zwei große Generalpolfelder, welche einen großen Generaläquator zwischen sich fassen. Im Bereich der Generalpolfelder sind alle Zellen an ihrer ganzen Außenfläche verändert; im Bereiche des Generaläquators sind die Zellen unverändert. Das geschwächte geteilte Ei verhält sich also wie ein ungeteiltes, noch nicht in Zellen zerlegtes Ei. Durch Erwärmen auf 48° C getötete oder zu stark mit Karbolsäure vergiftete Eier reagieren nicht mehr.

Bei lange fortgesetzter Durchströmung gehen lebensfrische Morulae oder Blastulae allmählich aus dem anfänglichen Stadium der Spezialpolarisation in das Stadium der Generalpolarisation über, indem im Bereich der Generalpolfelder die Zellpolfelder wachsen, bis sie die ganze Außenfläche einnehmen, während im Bereiche des Generaläquators die vorher gebildeten veränderten Polfelder der einzelnen Zellen abgestoßen werden.

Was hat diese „Spezialpolarisation“ der einzelnen Zellen eines Organismus zu bedeuten? Und worauf beruht es, dass bei starker Schwächung der Vitalität statt der Spezialpolarisation Generalpolarisation stattfindet?

Nach meiner Auffassung wäre anzunehmen, dass sich bei der Spezialpolarisation der Zellen, also an lebenskräftigen geteilten Eiern, eine die Zellen umgrenzende oder sie trennende Substanzschicht wie

ein Elektrolyt verhalte, während bei geschwächter Vitalität dies nicht mehr der Fall wäre.

Auch schon weiterentwickelte Embryonen aller Wirbeltierklassen reagieren noch deutlich durch polar lokalisierte, sichtbare Veränderungen auf den Wechselstrom. Dies gilt außer vom äußeren Ueberzug, dem Ektoblast auch von inneren Teilen, von den „epithelialen“ Gebilden: *Gehirnblasen*, *Rückenmark*, den Gebilden des Entoblast, auch von den *Ursegmenten* und dem *Herzen*; jedes dieser für sich im Embryo abgegrenzten Organe reagiert auch bei Durchströmung des ganzen Embryo für sich mit Bildung von Polfeldern, welche in ihrer besondern Gestalt von der Gestalt des Gebildes und von seiner Lage zu den Stromfäden des umgebenden Feldes abhängig sind.

Das diese Organe verbindende Zwischengewebe des Mesoblast reagiert nicht sichtbar.

Da die polaren Veränderungen nur an den Eintrittsstellen des Stromes aus dem Elektrolyten in das lebende Gebilde und an den Austrittsstellen aus ihm in den Elektrolyten, also nur an der Berührungsfläche des Lebenden mit einem Elektrolyten stattfinden, so geht aus den polaren Veränderungen der genannten inneren Organe hervor, dass sich das sie einhüllende Zwischengewebe resp. die Abgrenzungsschicht ihnen gegenüber wie ein Elektrolyt verhält.

An den Gehirnblasen wird zuerst der innerste Teil also das Ependym verändert; wir wissen daher nicht, ob der nötige berührende Elektrolyt durch den eingeschlossenen Liquor cerebri oder etwa durch die den Epithelzellen des Ependyms unmittelbar anliegenden äußeren Teile der Hirnblasenwandung gegeben ist; ähnliche Zweifel müssen bis nach genauerer Ermittlung der Lokalisation der ersten Veränderung auch für manche anderen Hohlorgane gelten; beim embryonalem Herzen wurden dagegen auch an der äußersten Schicht polare morphologische Veränderungen beobachtet. Bereits durch den Strom abgetötete organische Substanz verhält sich gegen angrenzende noch lebende Substanz gleichfalls wie ein Elektrolyt.

Die Organe der „erwachsenen“ Wirbeltiere reagieren nicht in sichtbarer Weise auf den Wechselstrom.

Von den Organen des erwachsenen Wirbeltieres reagiert nur eines noch entsprechend, die *Gallenblase*. Diese bildet scharf umgrenzte, grün oder blau gefärbte Polfelder. Durchströmt man eine solche Gallenblase noch ein zweites Mal, aber rechtwinklig zur früheren Richtung, so wird der vorher unverfärbt gebliebene Aequator jetzt grün, mit Ausnahme seiner früheren Grenzlinie, die lange Zeit oder dauernd unverfärbt bleibt. Die Lage und Gestalt der Polfelder an der Gallenblase ist die gleiche einerlei ob die Gallenblase

frei im Elektrolyten liegt oder noch zum Teil mit der Leber verwachsen ist. Die Leber verhält sich also der Gallenblase gegenüber wie ein Elektrolyt; dasselbe gilt wohl auch schon von der Tunica fibrosa der Gallenblase zu der epithelialen Auskleidung.

Bei Anwendung des Gleichstromes oder des galvanischen Stromes erhält man gleichfalls an den embryonalen Objekten entsprechend polar lokalisierte sichtbare, aber natürlich auf Anodenseite und Kathodenseite verschieden beschaffene Reaktionen, welche an den Organen der erwachsenen Tiere nicht mehr in dieser Weise auftreten.

Kühne hat im Jahre 1864 entdeckt, dass die lebende Substanz der Protisten an der Ein- und Austrittsstelle des Stromes leicht zerstört wird. Wir sahen, dass die embryonale Substanz der Wirbeltiere gleichfalls leicht an diesen Stellen in mannigfacher Weise deletär (zum Teil auch rein morphologisch) verändert wird, während solches an erwachsenen Wirbeltieren nicht mehr der Fall ist. Die Wirbeltiere zeigen also nur in früher embryonaler Periode eine starke Alterationsfähigkeit durch den elektrischen Strom, welche bei den Protisten während ihres ganzen Lebens vorhanden ist.

Beim Durchströmen der Organe erwachsener Wirbeltiere entstehen zwar, wie wir sahen, von der Gallenblase abgesehen, keine sichtbaren Veränderungen; auch sind die in der *Elektrotherapie* zur Wirkung gelangenden Ströme infolge der großen Widerstände viel schwächer als in unseren Versuchen. Dies schließt aber nicht aus, dass letztere Durchströmungen nicht doch polare, wenn auch unsichtbare und nicht deletäre Wirkungen hervorbringen; vielmehr ist anzunehmen, dass die stattfindenden Wirkungen sich nach den von mir ermittelten, hier nicht mitgeteilten Regeln lokalisieren.

Danach kann meinen Versuchen vielleicht auch eine gewisse *praktische Bedeutung* zukommen, indem man aus den Beobachtungen über die Lokalisation¹⁾ der „morphologischen“ Polari-

1) Zur Aufklärung über die wahrgenommenen, zum Teil nicht ohne Weiteres verständlichen Lokalisationen der polaren Veränderungen am Embryo (z. B. drei Polfelder und zwei Äquatoren), wurden auch Versuche an metallischen Intraelektrolyten angestellt.

Dabei machte ich eine Beobachtung, welche vielleicht technisches oder gelegentlich *forensisches Interesse gewinnen kann*.

Wenn man eine vollkommen eben abgeschliffene und glatt polierte Münze in einem sie angreifenden Elektrolyten (z. B. eine Kupfermünze in Kupfervitriol) kurze Zeit mit einem galvanischen oder sonstigen Gleichstrom durchströmt, so tritt die vorher vollkommen unsichtbare Prägung ganz scharf und deutlich im Bereiche der Polfelder wieder hervor, infolge

sation der inneren Organe bei verschiedenen Stromrichtungen, sowie über die beschattende Wirkung polarisierbarer, z. B. seitlich zur Stromrichtung vorspringender Teile auf ihre Nachbarschaft und aus weiteren bezüglichen Verhalten Schlüsse auf die genauere Oertlichkeit der Lage der unsichtbaren, nicht deletären Wirkungen an den einzelnen Organen bei Anwendung des zu Heilzwecken dienenden elektrischen Stromes machen kann, sofern man sich den Verlauf der Stromfäden im Körper zwischen den aufgesetzten Elektroden vorstellt und deren Richtung in Beziehung setzt zur Gestalt und Lage der Teile des Nervensystems, der Muskeln und der sonstigen beeinflussten Organe.

Ueber den Prozess der Exkretion bei den Holothurien.

Von Eugen Schultz.

(Aus dem zootomischen Laboratorium der kais. Universität zu St. Petersburg.)

Als ich diesen Sommer einige Monate auf der Solowetzky'schen biologischen Station im Weißen Meere zubrachte, benutzte ich die Gelegenheit und machte unter anderem eine Reihe von Experimenten an Holothurien, indem ich in ihre Leibeshöhle karminsaures Ammoniak und Tusche injizierte. Diese Experimente konnten, nach meiner Meinung, einigen Anspruch auf Interesse haben: einerseits, weil die Holothurien von A. Kowalewsky [89—b] nicht in den Kreis seiner Experimente über die Exkretionsorgane gezogen worden waren, andererseits weil unsere Begriffe über die physiologische Bestimmung der einzelnen Organe bei der genannten Tiergruppe überhaupt sehr vage und ungenau sind.

Zu meinen Experimenten dienten mir die zwei Weißmeer-Arten: *Chirodotu pellucida* Vahl. und *Cucumaria pentactes* L. Beide Arten erreichen kaum die Länge des kleinen Fingers und bieten in Folge dessen einige Bequemlichkeit. Andererseits aber werden die Experimente sehr durch die primitiven Verhältnisse der Station erschwert, besonders an so zarten Tieren, wie es die Holothurien sind. Wenn man das Wasser nicht sehr oft wechselt, teilen sie sich, oder werfen ihre Eingeweide hinaus. Von 4 oder 5 Exemplaren lebte selten eines länger als 18 Stunden. In Folge dessen misslangen mir leider auch die Einspritzungen von karminsaurem Ammoniak vollständig. Gleich

des ungleichen Leistungsvermögens der durch die Prägung ungleich dicht gewordenen Substanzteile.

Bei diesen Versuchen fand ich auch eine einfache *Laboratoriums-Methode*, um aus einem Wechselstrom einen Gleichstrom von besonderer Beschaffenheit zu gewinnen, dem daher vielleicht auch besondere physiologische Wirkungen zukommen.

nach der Operation starben die Tiere. — Ziemlich befriedigende Resultate erhielt ich dagegen von den Tusche-Injektionen, obgleich auch hier die Exkretion nur in seltenen Fällen zu Ende geführt worden war. — Die Bearbeitung des auf dem weißen Meere konservierten Materiales konnte ich natürlich erst in Petersburg beginnen, da eine zootomische Arbeit auf der Station unausführbar war.

Bevor ich an die Beschreibung der gewonnenen Resultate herantrete, halte ich es für meine angenehme Pflicht Herrn Prof. Schimkewitsch für seine freundlichen Ratschläge zu danken, durch welche meine Arbeit so sehr erleichtert wurde.

Apoda.

Der Weißmeer-Repräsentant der Synaptiden ist, wie schon erwähnt, *Chirodota pallucida*. Dieser Art injizierte ich in die Leibeshöhle ziemlich große Tuschemassen, so dass das Tier, welches eine ziemlich dünne und durchsichtige Haut besitzt, merklich dunkler wurde. Die Tiere wurden nach verschiedener Zeit fixiert, von 6—20 Stunden nach der Einspritzung. Schon nach 6—7 Stunden konnte man bemerken, dass der Körper des Tieres seine gewöhnliche Färbung annahm und zugleich längs dem ganzen Körper auf dem dorsalen Interradius eine dunkle Linie hervortrat. Nach der Oeffnung der Leibeshöhle erwies es sich, dass die Tusche sich an jener Stelle anhäuft, wo das Mesenterium sich an der Körperwand befestigt und wo die bekannten rätselhaften Wimperorgane in Gestalt von Trichtern einzeln oder kleine Bäumchen bildend, sitzen.

Nachdem ich eine ganze Reihe von Durchschnittsserien betrachtet habe, bin ich zur Ueberzeugung gelangt, dass die Ausscheidung von festen Körpern bei den Synaptiden auf folgende Weise vor sich geht.

Die in der Leibeshöhle gelangte Tusche wird als ein Fremdkörper von Phagocyten d. h. Wanderzellen (Schleimzellen Semper's [68], Plasmawanderzellen Hamann's [84]) verzehrt. Diese Wanderzellen finden sich immer in großen Massen in der Körperhöhle, jedenfalls in genügender Menge sogar jene große Quantität von Tusche zu verschlingen, welche ich in die Leibeshöhle einführte.

Die Wanderzellen sind von unbedeutender Größe. Ihre Kerne werden von Karmin sehr intensiv gefärbt. Das Plasma selbst färbt sich nicht und so gelingt es nur selten die Zellgrenzen zu Gesicht zu bekommen. Die Tusche häuft sich in den Zellen in größerer oder geringerer Menge an. Manchmal sieht man nur einige kleine Körnchen im Plasma, dann wieder häuft sich die Tusche in größeren Massen an, erfüllt die Zelle vollständig sogar den Zellkern verdeckend.

Zum Teil geht die Phagocytose noch in der allgemeinen Körperhöhle vor sich, zum Teil werden die Tusche sowohl, als auch die Wander-

zellen von dem durch die Wimpertrichter erregten Ströme erfasst, und hier erst stoßen sie auf einander.

Wie stark die Ströme sind, welche die Trichter hervorrufen und wie vollständig andererseits die Phagocytose ist, beweist der Umstand, dass in nach 15—20 Stunden konservierten Tieren wir in keiner einzigen Leibesfalte irgend welche Tuschüberreste mehr antreffen.

Fig. 1.

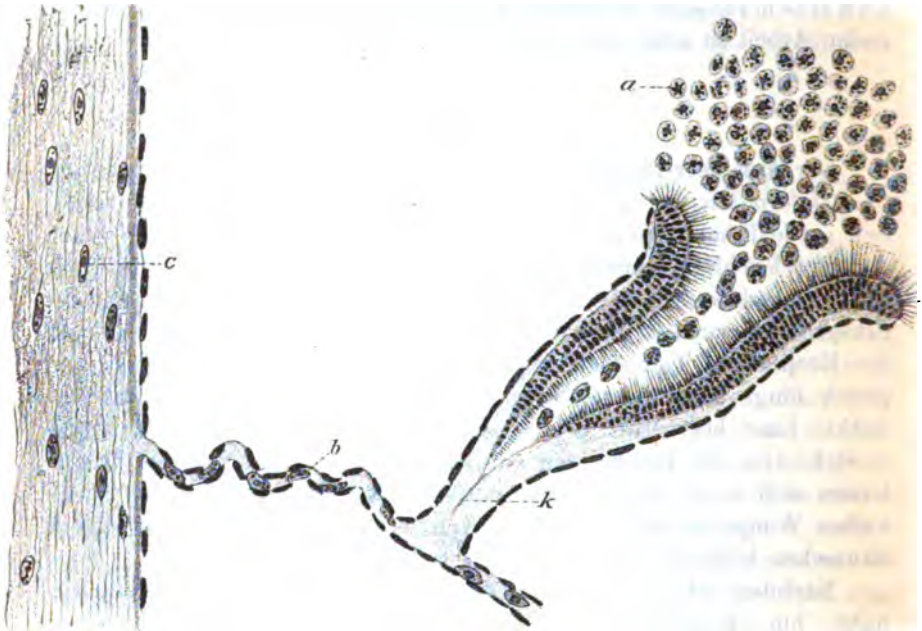


Fig. 1 = Wimpertrichter; *a* = Wanderzellen mit Tusche; *k* = Kanal im Fuße des Trichters; *b* = Wanderzellen mit Tusche im Mesenterium; *c* = Dieselben in der Bindegewebeschicht der Haut.

Die auf solche Weise von den Wanderzellen verschlungene und in die Wimpertrichter gelangte Tusche, wird in die Basis des Trichters gewirbelt und von hier wandern die Phagocyten durch den engen Kanal des Fußes des Trichters (*k*) ins Mesenterium, wie es für die Wanderzellen schon Semon [87] beschrieben hatte, welcher diesem Faktum aber keine Bedeutung beimessen zu dürfen glaubte. Ich selbst konnte leider keine Wanderzellen im Momente ihres Durchganges durch den Fußkanal zu Gesicht bekommen. Da der Fuß sehr kurz ist, so konnte nur ein Zufall mir ein gewünschtes Bild liefern. Das Faktum des Durchganges der Wanderzellen durch den Fuß schien mir auch so, abgesehen von der Semon'schen Beobachtung, unzweifelhaft genug. Die Wanderzellen mit der Tusche nämlich finden sich in nicht geringen

Massen im Mesenterium (Fig. 1 — *b*) an und zwar gerade in dem Teile, welcher zwischen dem Trichter und der Haut liegt; zum Darne hin konnte ich keine einzige mit Tusche angefüllte Wanderzelle bemerken. Augenscheinlich konnten die Zellen nur durch den Fußkanal wandernd hierher gelangt sein, in ihrem Streben nach Sauerstoff den Weg nach der Haut einschlagend.

Die auf solche Weise durchs Mesenterium in die Haut gelangten Wanderzellen lagern die Tusche wahrscheinlich hierselbst ab. Manchmal geschieht dies schon in der Muskelschichte, gewöhnlich aber in dem Bindegewebe. Was mit den Wanderzellen selbst hierbei vorgeht, ob sie zerfallen, zu Bindegewebe werden, oder die Tusche nur, wie auch andere Fremdkörper, nach einiger Zeit wieder ausscheiden und dann weiter wandern, konnte ich nicht bestimmen.

Die Ausscheidung fester Fremdkörper geschieht also auf folgende Weise: Die Fremdkörper werden von den Wanderzellen verschlungen und durch die Wimpertrichter in die Haut wahrscheinlich als Pigment abgelegt. Sehr wahrscheinlich scheint es mir, dass das Pigment bei einigen Holothurien eben diesen Ursprung hat; doch standen mir keine pigmentierten und gut konservierten Synaptiden zur Verfügung, auf welchen ich meine Ansicht hätte prüfen können.

Im höchsten Grade wahrscheinlich ist es, dass nicht nur feste Fremdkörper auf solche Weise in die Haut ausgeschieden werden, sondern dass auch andere Ausscheidungsprodukte diesen Weg einschlagen. In der Haut der *Chirodotu* lassen sich außer der Tusche noch viele andere Ausscheidungsprodukte von verschiedener Färbung auffinden, vor allem Krystalle, welche mit den von der *Cucumaria* ausgeschiedenen, von denen wir weiterhin sprechen werden, identisch zu sein scheinen. Auch diese Krystalle finden sich zuerst von Wanderzellen verschlungen in der Höhlung der Wimpertrichter.

Zur Histologie der Wimpertrichter kann ich leider in Folge der Zartheit dieser Organe, nicht viel neues hinzufügen; muss aber auf einen wichtigen Fehler aufmerksam machen, der bis jetzt die physiologische Bedeutung dieser Organe verdeckte. Noch in der letzten Arbeit über die Wimpertrichter, welche von Cuénot [91 — *b*] herrührt, werden die Trichter an ihrer Basis blind, abgerundet und von Wimperzellen besetzt, abgebildet. Bei einem solchen Bau bleibt es natürlich rätselhaft, wie eine Wanderzelle aus diesen Trichtern ins Mesenterium gelangen kann. In Wirklichkeit aber verschwindet das Wimperepithel an der Basis der Trichter und die Trichterhöhle wird zu einem Kanale, dessen Lumen zwar beim Mesenterium verschwindet, durch welchen aber dennoch eine Wanderzelle leicht durchdringen kann, wie es schon Semon [87] beschrieben, welcher überhaupt die richtigste Beschreibung der Wimpertrichter geliefert hat.

Die ersten Autoren, welche sich mit Ban und physiologischer Bedeutung der Wimpertrichter beschäftigt haben: Leydig [52] und Grube [51] glaubten Blutgefäße in den Wänden der Trichter zu sehen. Baur [64] und Semper [68] schrieben diesen Organen eine Rolle in der Bewegung der Flüssigkeit in der Leibeshöhle zu. Cuénot [91—b] spricht den Gedanken aus, dass sie zur Atmung dienen. Semon [87] kommt der Wahrheit näher und sieht in den Wimperorganen Lymphostome der Leibeshöhle. Allen diesen Ansichten lagen aber keine Beobachtungen zu grunde.

Doch sehr wahrscheinlich ist es, dass die Wimpertrichter nicht nur als eine Art von Exkretionsorganen dienen. Wir wissen, dass bei den Synaptiden die Wasserlungen fehlen. Ein anderes Organ musste die Funktion der Atmung auf sich nehmen. Am wahrscheinlichsten ist es, dass dieses Organ eben die Wimpertrichter sind, da sie so zu sagen an Stelle der Wasserlungen entstanden sind. Und wirklich, wenn wir, wie es alle Forscher thun, annehmen, dass die Synaptiden durch die Haut atmen, so dienen die Wimpertrichter, welche die Wanderzellen von allen Seiten herbeiwirbeln und in die Haut treiben, augenscheinlich als Apparat, um das Blut mit dem Sauerstoff in Berührung zu bringen.

Ueberhaupt streben die Wanderzellen, wie bekannt, zum Sauerstoff. Durch diesen Umstand erklärt sich, wie erwähnt, dass die aus den Trichtern ins Mesenterium gelangten Wanderzellen ihren Weg zur Haut einschlagen. Doch noch eine andere Funktion scheint sich auf diesem einfachen Umstande aufzubauen. Wie Cuénot [91—a] nachgewiesen, nehmen die Wanderzellen auch die Funktion der Ernährung des Organismus auf sich. Sie verschlingen die Nahrungsstoffe im Darne und zerstreuen sie im ganzen Körper. Auch diese nährenden Wanderzellen gelangen natürlich aus dem Darne ins Mesenterium und von hier werden sie vom Sauerstoff an den Wimpertrichtern vorbei in die Haut gelockt. Im Bindegewebe der Haut wandernd, gelangen sie wie auch die anderen Wanderzellen wahrscheinlich ins Wassergefäßsystem und vollführen so ihren Kreislauf.

Pedata.

Wenn bei den Synaptiden die Wimpertrichter als eine Art Exkretionsorgan dienen, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wo denn bei den *Pedata* die Ausscheidungsprodukte angehäuft werden, da ja dieser Gruppe die Wimpertrichter fehlen. Am logischsten schien es die Exkretionsorgane der *Pedata* in den Wasserlungen zu suchen, da ja diese Organe den Synaptiden fehlen und bei den *Pedata* so zu sagen an Stelle der Wimpertrichter aufgetreten sind — und wirklich erwies sich diese Meinung als vollständig zutreffend.

Bei der Untersuchung der Wasserlungen stellten sich mir aber nicht geringe Schwierigkeiten in den Weg. Das Objekt an und für sich ist unendlich zart, die Phagocyten ihrem Charakter nach verschwommen, mit undeutlichen Konturen, das ganze Bild verworren. Kein Zufall scheint es mir darum, dass bis jetzt kein Autor, der sich an die Beschreibung der Wasserlungen gemacht hat, eine histologische Zeichnung der genannten Organe geliefert; — und der Autoren waren viele: Semper [68], Teuscher [76], Danielssen und Koren [82], Jourdan [83], Hamann [84], Hérouard [89—*a*].

Fig. 2.

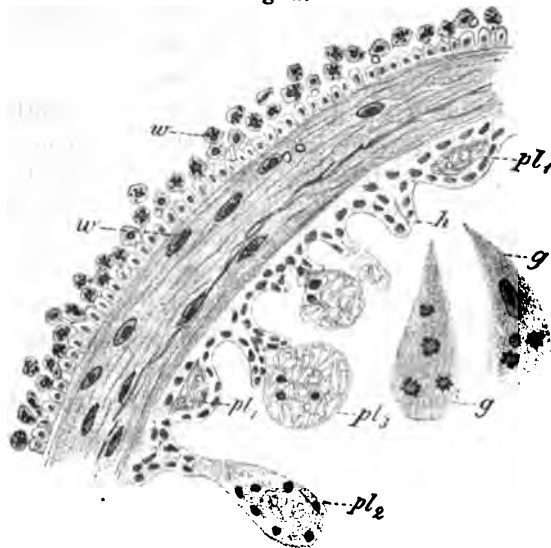
Fig. 2. Durchschnitt durch die Wand einer Endblase der Wasserlungen.

w = Wanderzellen;

*pl*₁ = Zellenhaufen mit Ausscheidungsprodukten;

*pl*₁, *pl*₂ = Derselbe hervortretend;

g = ausgeschiedene Zellen.



Der Prozess der Ausscheidung fester Fremdkörper geht nach meinen Beobachtungen auf folgende Weise vor sich:

Die in der Leibeshöhle gelangte Tusche wird in derselben von den Wanderzellen verschlungen. Die Wanderzellen wandern in ihrem Drange nach Sauerstoff nicht zur Haut, die bei den Pedaten von bedeutender Dicke ist, sondern zu den Wänden der Wasserlungen, die sich baumförmig im Inneren der Leibeshöhle verzweigen und immer mit frischem sauerstoffhaltigem Wasser gefüllt eine riesige Oberfläche bilden. Wie Fig. 2 zeigt, umgeben die mit Tusche angefüllten Wanderzellen in dichtem Haufen die Lungenwand. Bald dringen sie zwischen dem äußeren Wimperepithel in das Bindegewebe ein und von da weiter nach außen unter das Epithel. Zum Teil direkt unter dem Epithel, zum Teil noch im Bindegewebe selbst bilden sich Anhäufungen (Fig. 2—*pl*), in welchen wir Tusche und noch in größeren Mengen jene Krystalle antreffen, von welchen wir schon oben bei *Chirodota* gesprochen haben. Dieser ganze Haufen bildet eine große Zelle von undeutlicher Kontur.

In dieser Zelle sehen wir oft deutlich die Ueberreste der gewöhnlichen Wanderzellen. Dass das keine zufälligen Chromatinkanhäufungen sind, sondern die übriggebliebenen Kerne der Wanderzellen, davon zeugt deutlich der Umstand, dass wir um jeden solchen Kern herum oft noch deutlich die angehäuften Tusche erkennen (Fig. 2 — g). So geht denn unter dem Epithel entweder ein Zusammenfluss der Wanderzellen zu einem Plasmodium, oder eine sekundäre Phagocytose vor sich, dessen Resultat eine vielkernige Zelle mit Exkretionsprodukten ist. Doch hat Hérouard [89 — a] auch den gewöhnlichen Wanderzellen das Vermögen zugesprochen sich gegenseitig zu verschlingen. Die Frage also, wie sich jene großen, die Ueberreste der Wanderzellen enthaltenden Zellen bilden, muss ich offen lassen; vielleicht dass es gelingt, sie an frischem Materiale zu lösen.

Die großen Phagocyten heben das Epithel bedeutend hinauf, so dass dasselbe eine kuglige Gestalt bekommt. Mit dem Wachstum der Phagocyte platzt die Epithelschicht endlich und die Phagocyte tritt an die Oberfläche [Fig. 2 — pl_2 u. pl_3]. Die Epithelschicht schließt sich wieder [Fig. 2 h]. Die so in die Höhlung der Wasserlungen gelangten Phagocyten werden mit ihrem Inhalte mit dem Wasserstrom nach außen geführt. Schon Semper [68] hatte in dem durch die Lungen ausgeschiedenen Wasser Zellen aufgefunden.

Die ausgeschiedenen Zellen haben oft einen großen Kern, wie ich ihn bei anderen Zellen nicht aufgefunden habe. Die Chromatinfiguren konnte ich nicht zu Gesicht bekommen, doch glaube ich, dass es ein Kern im Stadium des Zerfalles ist.

Auf solche Weise geht also die Ausscheidung von festen Fremdkörpern und — die Krystalle weisen darauf hin — wahrscheinlich auch die Ausscheidung anderer Zersetzungsprodukte vor sich.

Die Natur der genannten Krystalle konnte ich leider nicht bestimmen. Die Murexidprobe gibt keine Färbung. Auch ist es kein Guanin, wie Carus glaubte, und keine Kalkablagerungen, als was sie Jaeger [33] beschrieb. Auch ist es keine kohlensaure Verbindung. Die Krystalle lösen sich weder in HCl, noch NH_4OH , noch Königswasser.

Außer der Tusche und den Krystallen, lassen sich noch andere Ausscheidungsprodukte in den Phagocyten erkennen und zwar schwarze, stark lichtbrechende, runde Körper, die wie Tintentropfen aussehen, und wenn ich nicht irre, von Cuénot [91 — b] schon beschrieben worden sind. Sie lassen sich aber wohl von der Tusche unterscheiden, so dass mir der Vorwurf, ich habe diese Exkretionsstoffe mit der Tusche verwechselt, nicht gemacht werden kann.

So sind also die Wasserlungen nicht nur Lungen, sondern auch eine Art Exkretionsorgan. Exkretion und Atmung ist hier, wie auch bei den Synaptiden, verbunden, denn beide Prozesse hängen hier von einem und demselben Faktor — dem Sauerstoff ab.

Schon Danielssen und Koren [82] glaubten, dass die Lungen der Holothurien Ausscheidungsorgane sein könnten. Hérouard [89—*a*] beschrieb die Exkretion, doch stimmt seine Beschreibung nicht im mindesten mit dem überein, was ich gesehen habe. Auch kann ich an in dieser Hinsicht sehr glücklich gefärbten Präparaten nachweisen, dass das Bindegewebe nie zwischen den Epithelzellen hervortritt, wie er es beschreibt. Ludwig [92] und andere leugnen die Ausscheidungs-funktion der Lungen — als eine unbegründete Meinung.

Was die Frage betrifft ob die Lungen auf ihren Endbläschen Öffnungen haben, so kann ich nur sagen, dass ich eine solche Öffnung nicht auffinden konnte, obgleich ich keine geringe Zahl von Serien durchgesehen habe.

Was die Funktion der Ausscheidung betrifft, so geht sie sonderbarer Weise durch die Wasserlungen schneller vor sich als durch die Wimpertrichter. Während nach 10 Stunden bei *Chirodota* die Trichter noch mit Tusch-haltigen Wanderzellen gefüllt waren, waren Körperhöhle und Lungenwände der *Cucumaria* schon nach dieser Zeit vollständig gesäubert und nur im Lumen der Wasserlungen ließ sich noch manchmal ein Phagocyt mit Tusche entdecken.

Indem wir noch einen Blick auf die Gruppe der Holothurien werfen, können wir uns nicht enthalten, auf jenes große Interesse hinzuweisen, welches diese Gruppe für eine phylogenetische Physiologie haben könnte. Die Funktionen sind hier noch vollständig primär, noch unkonstant, sie fangen erst an sich anzupassen und zu vervollkommen. Ein Organ hat viele Funktionen und eine Funktion hat viele Organe. Oft gelangen die Wanderzellen nicht durch die Trichter in die Haut, sondern dringen direkt in sie ein; oft verirren sich auch die Wanderzellen der *Pedata* an andere Orte und an ungelegener Stelle häuft sich oft Exkretion an. Die Spezialisierung und Integration der Organe geht hier vor unsern Augen vor sich.

Litteratur.

- [33] Jaeger, De *Holothuriis*. Inaug. Diss., 1833.
- [51] Grube, Ueber *Chirodota discolor* Eschsch. Middendorffs, „Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens“, Bd. II, Zoologie, T. 1, 1851.
- [52] Leydig, Anatomische Notizen über *Synapta digitata*. Müller's Arch. f. Anat. u. Phys., 1852.
- [61] Sars, Oversigt of Norges Echinodermes. Christiania 1861.
- [64] Baur, Beiträge zur Naturgeschichte der *Synapta digitata*. Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. XXXI, 1864.
- [67] Selenka, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien, Leipzig 1867, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XVIII.
- [68] Semper, Reisen im Archipel der Philippinen, II. Teil. — Wissenschaftliche Resultate. I. Band: Holothurien, 1868.

- [76] Teuscher, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. V. *Holothuriae*. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. X, 1876.
- [82] Danielssen u. Koren, *Holothurioidea*. The Norwegian North-Atlantic Expedition, 1876—1878, (Zoology), Christiania 1882.
- [83] Jourdan, Recherches sur l'histologie des *Holothuries*. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, T. I, 1883.
- [84] Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Heft 1, Holothurien.
- [87] Semon, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mitteil. Zool. Station in Neapel, Bd. VII, 1887.
- [88] Sarasin, Ergebnisse naturw. Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86, Bd. I, Heft 3, 1888, Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen.
- [89] a. Hérouard, Recherches sur les *Holothuries* des côtes de France. Arch. Zool. Expér. (2me série), T. VII, 1889.
- [89] b. Kowalewsky, Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralblatt, Bd. IX, 1889.
- [91] a. Cuénot, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques (Invertébrés) Arch. Zool. expér. (2me série), T. IX, 1891.
- [91] b. Cuénot, Etudes morphologiques sur les Echinodermes. Arch. Biol. (van Beneden), T. 11, 1891.
- [92] a. Durham, On wandering cells in Echinoderms more especially with regard to excretory functions. Quart. Journal Microsc. Science, Vol. XXXIII, 1892.
- [92] b. Ludwig, Echinodermen. — Bronn, „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“, 1892.

Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.

(Fünfzehntes Stück.)

Obwohl die Lungen und die mit ihnen in Verbindung stehenden Luftsäcke schon von jeher für zahlreiche Forscher beliebte Untersuchungsobjekte abgegeben haben und infolge dessen ihre morphologischen und physiologischen Verhältnisse vollständig klargelegt wurden, so sind sie trotzdem noch nicht zu umfassenderen taxonomischen Folgerungen benutzt worden. In der Hauptsache zeigen die Luftsäcke bei den Ratiten denselben Typus wie die Carinaten und sind deshalb nicht geeignet zur Begründung einer prinzipiellen Differenz. Ihre Verteilung und Verbindung unter einander wechselt allerdings mannigfach, aber es sind darüber noch umfangreiche gründliche Untersuchungen nötig, ehe diese Verhältnisse klar vorliegen, deshalb können sie in ausgedehnterem Maße zur Abgrenzung verwandtschaftlicher Verhältnisse nicht verwendet werden. Wo sie aber eingehend studiert worden sind, wie bei den *Pelargo-Herodii*, *Phoenicopteridae*, *Palamedeidae*, *Anseres* etc. ermöglichen sie manche systematische Folgerung.

Herz und Gefäße, zwar mehrfach und teilweise auch gründlich untersucht, sind trotzdem für die Systematik noch verhältnismäßig wenig brauchbar, und F. scheint es sogar zweifelhaft, ob infolge der großen Variabilität und Umbildungsfähigkeit des Kreislaufes neue Untersuchungen zu größeren Ergebnissen führen dürften. Das Herz wurde bei allen untersuchten Vögeln im großen und ganzen nach einem einheitlichen Plane gebaut gefunden, deshalb kommt den Verschiedenheiten in der Entwicklung des Klappenapparates am rechten Ostium venosum, den Differenzen in seiner Form und Lage keine höhere Bedeutung zu. Betreffs des Gefäßsystemes sei folgendes andeutungsweise erwähnt. Das bei manchen Vögeln nachgewiesene strangförmige Rudiment des linken Aortenbogens ist zur Verwendung für systematische Zwecke noch nicht genug bekannt, dagegen ist durch eine große Reihe von Untersuchungen das sehr wechselnde Verhalten der Carotiden hinreichend klargelegt, und haben sich dadurch folgende Verhältnisse ergeben: 1) die beiden Gefäße sind gleichmäßig (oder nahezu so) ausgebildet, Carotides subvertebrales internae, und verlaufen, den Wirbeln dicht anliegend, in der Tiefe des Halses. Dies ist der Fall bei der überwiegenden Mehrzahl der Vogelfamilien, und dieser Zustand scheint daher der ursprüngliche gewesen zu sein; 2) infolge der Reduktion der rechten Carotis kommt nur die linke zur Ausbildung, so liegen die Verhältnisse bei *Rhea*, *Apteryx*, *Podiceps*, *Plotus*, *Pelecanus*, den *Hemipodiidae*, *Megapodiidae*, *Trogonidae*, den meisten *Cypselidae*, allen bisher untersuchten *Passeres* etc.; 3) im Gegensatz zu dem eben geschilderten Verhalten gelangt bei *Eupodotis* die rechte Carotis zur Entfaltung; 4) beide Carotidae fließen im distalen Bereiche des Halses zu einem gemeinsamen Stamme zusammen, welcher erst in der Nähe des Kopfes sich wieder teilt (dies geschieht bei *Botaurus stellaris* und *Ardea minuta* mit gleichstarken Wurzeln, bei *Phoenicopterus* hingegen mit kräftigem rechten Zweige); 5) die rechte Carotis behält ihren normalen tiefen Gang bei, links hingegen differenziert sich eine oberflächliche neben dem N. vagus hinlaufende Carotis superficialis collaris (so bei den *Psittacidae* Garrods); endlich kommen auf beiden Seiten oberflächliche Carotiden vor, oder die linke oberflächliche entwickelt sich allein. Aus diesen Andeutungen ergibt sich nun einerseits zur Genüge, dass die Carotiden bei den verschiedenen Familien ein charakteristisches Verhalten erkennen lassen, andererseits darf aber auch nicht unerwähnt bleiben, dass z. B. bei den *Alcidae*, *Steganopodes*, *Galli* etc. sehr wechselnde Beziehungen zwischen 1 und 2, bei den *Otitidae* zwischen 1, 2, 3, bei den *Herodii* zwischen 1 und 4 etc. konstatiert werden können. Aus diesem Grunde und namentlich auch noch deshalb, weil innerhalb einiger Familien, wie z. B. *Ardeidae*, *Otitidae*, *Psittacidae*, die am engsten geschlossen sind, die größten Verschiedenheiten sich finden, ist diesem Merkmale nur eine bedingte Bedeutung

beizulegen. Von Garrod, Forbes und Watson ist auch das Verhalten der Hauptarterien an den hinteren Extremitäten zu systematischen Folgerungen verwendet worden, aber auch über diese Verhältnisse sind noch ausgedehntere Untersuchungen nötig, ehe sie eine breitere Benutzung erfahren können. Ähnliches gilt auch von Venen, Lymphgefäßen und Lymphherzen, den Lymphdrüsen und der Milz, denn unsere Kenntnis dieser Organe ist zum Teil noch recht gering. Ueber die Exkretionsorgane, die Niere, den Ureter und die Harnblase, haben wir durch eine Reihe gründlicher Untersuchungen genügend Aufschluss erhalten, dagegen gelang es bis jetzt noch nicht, die wesentlichen, von sekundären Anpassungen und wechselnden Korrelationen unabhängigen mehr durchgehenden Charaktere, von den nebensächlichen Zügen zu trennen. Bei den Nieren ist von verschiedenen Autoren auf die Größe und Gestalt, die wechselnde Zusammensetzung aus kleineren Lappen, das gegenseitige Verhalten beider Gewicht gelegt worden.

Am anscheinlichsten ist sie entwickelt bei den *Anseres*, *Alcidae* und *Galli*, am geringsten bei den *Accipitres*, *Herodii*, *Passeres* etc.; jedoch bedarf es auch hier noch weiterer und umfassenderer Studien, ehe die Beschaffenheit der Niere zur Feststellung dieser oder jener Verwandtschaft dienen kann, so übt z. B. das Becken auf ihre Gestaltung unzweifelhaft einen großen Einfluss aus. Hinsichtlich der gegenseitigen Lage beider Nieren gilt folgendes: in den meisten Fällen sind sie einander genähert, bei sehr vielen Vögeln (z. B. *Podiceps*, den *Tubinares*, *Herodii*, *Columbidae*, vielen *Passeres*) treten sie sogar an ihrem distalen Ende in gegenseitige Verbindung; dies geschieht in ausgedehnter Weise bei *Colymbus* und den *Fulicariae*; bei manchen *Pelargi* verbinden sie sich dagegen andrerseits nur in der Mitte. In der Regel setzt sich jede Niere aus 3 größeren Lappen zusammen, nur 2 dagegen sind es bei *Dromaeus*, *Colymbus*, den meisten *Anseres*, 4, 5 und mehr dagegen kommen vor bei gewissen *Alcidae*, *Laridae*, *Limicolae*, *Fulicariae*. Doch tritt auch innerhalb der Familien und selbst individuell die 3-Zahl auf, deshalb lassen sich an alle diese Eigentümlichkeiten keine schwerwiegenden systematischen Folgerungen knüpfen. Dasselbe ist auch über den Ureter und die Harnblase zu sagen.

Obwohl schon durch Untersuchungen von Barkow, Mayer und Lereboullet nachgewiesen worden ist, dass dem Genitalsystem der Vögel ein gewisser taxonomischer Wert nicht abgesprochen werden darf, so ist doch vorläufig kein schwerwiegender Einfluss auf die Systematik von ihm zu erwarten. Am weiblichen Apparat erlangt in dieser Hinsicht das rechte Ovarium und der rechte Oviductus die bemerkenswerteste Bedeutung, denn dadurch setzen sich die Vögel zu den jetzt lebenden Reptilien in strengen Gegensatz. Dieser Umstand scheint F. mit nicht geringer Wahrscheinlichkeit für die monophyletische Abstammung aller Vögel zu sprechen. (Mehr oder minder deut-

liche Reste des rechten Ovariums finden sich bei den *Columbidae*, *Strigidae*, *Accipitres*, besser erhaltene bei einzelnen *Psittaci* und ebenfalls verschiedenen *Accipitres*; häufig kommen auch Ueberbleibsel vom rechten Oviductus vor.) Auch die Struktur des Eierstockes und Eileiters ist bei dem heutigen Stande unserer Kenntnis dieser Gebilde noch ohne Einfluss auf die Systematik. Ähnliches lässt sich über den männlichen Genitalapparat sagen, der bekanntlich rechts und links entwickelt ist, denn Größe und Beschaffenheit desselben wechseln außerordentlich.

Auch die verschiedene Farbe des Hodens und Nebenhodens ist zwar für viele Gattungen recht charakteristisch, eignet sich aber nicht zu umfassenderen Vergleichen. Ähnlich verhält es sich mit der bei den *Galli* und *Passeres* nicht selten auftretenden Erweiterung des distalen Endes des Samenleiters. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Penis an den äußeren Genitalien, welchem Umstande seit J. Müllers Untersuchungen von vielen Forschern besonderer Wert beigelegt wird, ist ebenfalls nur unter Beachtung der nötigen Vorsicht systematisch zu verwerten, zumal noch die sicheren Nachweise fehlen, dass der nicht oder nur in geringem Grade ausstülpbare — und dadurch die größte Reptilienähnlichkeit zeigende — Penis von *Struthio* die primitivste Form, die höhere Entfaltung der Ausstülpbarkeit bei *Rhea*, den *Casuariidae*, *Anseres* etc. dagegen eine sekundäre Differenz darstelle, und dass ferner die rudimentäre Existenz oder Nichtexistenz aus jener Rückbildung zu erklären sei.

Obwohl von vornherein schon selbstverständlich ist, dass die Ergebnisse biologischer Forschungen für die Systematik der Vögel nicht unberücksichtigt bleiben dürfen, so wäre es doch sehr verfehlt aus Gründen, welche F. in seinem Werke ausführlich erörtert, auf welche ich aber an dieser Stelle nicht näher eingehen will, darauf ein System der Vögel aufzubauen. Diese biologischen Merkmale können gegenwärtig vielmehr nur zur Scheidung eng geschlossener Gruppen innerhalb mancher Unterordnungen und Familien benutzt werden, liefern aber dann, wie beispielsweise bei den verschiedenen *Passeres*, zuweilen recht erfreuliche Ergebnisse. Diese Tatsache und noch einige andere Gründe veranlassen F. deshalb auch, nur kurz auf die Lebensweise etc. der Vögel betreffende Tatsachen einzugehen. Bekanntlich findet hinsichtlich der Lebensweise mit Rücksicht auf die Tageszeiten unter verwandten Vögeln mitunter ein großer Wechsel statt. Zwar sind die Mitglieder der meisten Familien Tagvögel, aber bei einer nicht geringen Anzahl derselben (z. B. bei den *Tubinares*, *Laridae*, *Herodii*, *Crypturidae*, *Psittacidae*) bevorzugen die einen das Tagleben, andere die Dämmerung und wieder andere die Nacht, und selbst unter den wahren Nachtfamilien (wie unter den *Strigidae*, *Caprimulgidae*) gibt es Arten, welche am Tage thätig sind. Mit Veränderungen der Lebensweise

gehen aber, wie ja allgemein bekannt, gewisse Eigentümlichkeiten in der Farbe, im Bau der Federn und im Verhalten der Retina Hand in Hand. Weil nun aber die meisten dieser Umänderungen unzweifelhaft infolge sekundärer Veränderung der Lebensweise erfolgt sind, so können diese Charaktere auch nur innerhalb enger Grenzen für systematische Folgerungen verwendet werden. F. ist übrigens der Ansicht, dass obgleich der Ausgangspunkt dieser Veränderungen nicht leicht festzustellen sei, doch die Nocturnae von den Dämmerungsvögeln und denjenigen abzuleiten seien, die, ohne gerade das helle Sonnenlicht zu lieben, doch am Tage ihre Thätigkeiten verrichten, und dass deshalb in dieser Hinsicht die aus den *Strigidae*, *Steathornithidae*, *Caprimulgidae*, *Podargidae*, *Leptosomidae* und *Coraciidae* gebildete Gruppe besondere Beachtung verdient.

Auch die Bewegungsfähigkeit und durch sie bedingte Lebensweise, sowie die Organe der Bewegung selbst können infolge ihres oft innerhalb eng geschlossener Gruppen sehr wechselnden Verhaltens oder wegen ihrer Uebereinstimmung bei übrigens ganz ferne stehenden Gruppen nur in beschränkter Weise zu systematischen Zwecken benutzt werden. Alle die auf Fuß- und Flügelbildung beruhenden Verschiedenheiten und Uebereinstimmungen haben aber noch ein besonderes Interesse mit Rücksicht auf die Entscheidung der Frage: „Was war früher, Sumpfvogel oder Schwimmvogel, gute oder schlechte Flieger“. Führbringer glaubt, dass man die Beantwortung dieser außerordentlich oft diskutierten Frage in jedem einzelnen Falle wo möglich mit Hilfe der Ontogenie und Paläontologie zu erlangen suchen soll. Im übrigen hebt er an dieser Stelle seines Werkes ganz besonders die Thatsache hervor, dass in einigen Fällen schwimmfußartige Gebilde durch Rückbildung ihrer Schwimmhäute in den Fuß der Sumpfvögel und andere Fußformen übergegangen seien, aber auch, und dies vielleicht sogar öfter als der eben namhaft gemachte Fall, der Schwimmfuß vom Sumpfvogeltypus aus erreicht wurde. Ähnliche progressive und retrograde Entwicklungen mögen auch betreffs der Flugfähigkeit stattgefunden haben, doch dürfte dabei der retrograde Bildungsgang sich bei weitem öfter vollzogen haben. Besonders Interesse beanspruchte von jeher das intellektuelle Verhalten der verschiedenen Vögel namentlich dann, wenn es galt zu entscheiden, welcher Gruppe in dieser Hinsicht die erste Stelle gebühre. Eine Anzahl Forscher hat dieselbe den Raubvögeln, eine andere den Papageien, wieder andere den Tauben oder Singvögeln (und unter diesen bald wieder den *Sylviinae* resp. *Turdinae*, bald den *Corvinæ*) zuertheilt. F. will diese höchste Stelle den *Corvinæ* zuerkennen, hält jedoch zur definitiven Entscheidung darüber weitere darauf Rücksicht nehmende Untersuchungen für unbedingt erforderlich.

Auch die Art und Weise der Ernährung der Vögel erregte das

ganz besondere Interesse zahlreicher Forscher und wurde von denselben für die Systematik verwendet.

Dr. F. Helm.

(Fortsetzung folgt.)

Ueber Ferrier's neue Studien zur Physiologie des Kleinhirns.

Kritik und Berichtigung von L. Luciani.

(Schluss.)

Ferrier hat, wie schon bemerkt, nichts gegen die Erscheinungen einzuwenden, mit denen ich die neuro-muskuläre Astasie begründet habe. Er sagt, er habe sie bei seinen Affen bestätigt. Er nimmt mit mir an, dass der Mangel an Stätigkeit oder Festigkeit der Muskeln, sowohl in den Stellungen als auch in der Fortbewegung, insbesondere auf der Seite der Läsion bemerklich ist (was für die Diagnose des Sitzes von Bedeutung sein kann), ferner, dass er nicht bloß auf die Rumpfmuskeln beschränkt sei, sondern auch auf sämtliche Muskeln im Ganzen sich erstrecke; endlich, dass er nicht bloß am Zittern und Schwanken in den willkürlichen Bewegungen, sondern auch an der Maßlosigkeit der Gliederbewegung sich erkennen lasse, das ist an der übertriebenen Weise, wie die Extremitäten beim Gehen gehoben und niedergesetzt werden, trotz der Funktions-Kompensation, welche die willkürlichen motorischen Zentren (wie ich es nachgewiesen habe) zu erwirken vermögen.

Gleichwohl scheint Ferrier die einfache und ungezwungene Art meiner Auffassung des Zustandekommens der astatischen Erscheinungen nicht zuzulassen, da ich dieselbe als unvollkommene Fusion oder Summation der elementaren Impulse betrachte, davon die Kontraktionen abhängen, wodurch das leichte Zittern entsteht. Ich habe aber vergebens in seiner Arbeit nach den Gründen gesucht, die er für seine Zweifel hat und bin daher nicht im stande, ihnen meine Berichtigungen entgegenzustellen, wie ich es bei den asthenischen und atonischen Erscheinungen gethan habe.

Bei der allgemeinen Betrachtung meiner physiologischen Lehre vom Kleinhirn sagt Ferrier: „Ich frage, ob dieselbe eine Verbesserung der Hypothesen von Herbert Spencer ist, der im Kleinhirn das Organ der Koordination im Raume und im Großhirn das Organ der Koordination in der Zeit sieht?

Ich antworte auf Ferrier's Frage mit der ehrlichen Versicherung, dass ich während meiner langwierigen Forschungen über das Kleinhirn niemals daran gedacht habe, irgend eine der vielen Hypothesen zu bestätigen oder zu bekämpfen, sondern immer nur daran, mir ein deutliches Bild von den Erscheinungen zu machen, die sich bei mangeln-

der Funktion des Kleinhirns zeigen, diese Erscheinungen ihrem Wesen und Ursprung gemäß zu klassifizieren und mir einen organischen Gesamteindruck von den experimentell gewonnenen Thatsachen zu bilden. Das halte ich für die Grenzen dessen, was Wissenschaft eigentlich heißt. Alles Uebrige ist konstruktive Spekulation, um den von Ferrier gebrauchten Ausdruck anzuwenden.

Ich verachte gleichwohl die positive Philosophie nicht, die ein Komplex konstruktiver Spekulationen auf der Basis sicherer, durch Experimente erworbener Thatsachen ist, ich bin sogar Ferrier für die ehrenvolle Gesellschaft, die er mir zuweist, sehr dankbar. Ich bemerke nur, dass die positive Philosophie von der metaphysischen nur insofern sich unterscheidet, dass sie nicht ein abgeschlossenes, unabänderliches, sondern ein sich weiter und umbildendes System darstellt, das sich, wie die Wissenschaft, deren höchsten Gipfel es bildet, in fortschreitender Vervollkommenung befindet. Die Hypothese H. Spencer's über die Funktionen des Kleinhirns wurde ihrerzeit auf sehr spärlichen und mangelhaften experimentellen Daten aufgebaut, wenn es wahr ist, dass ich der erste war, der höhere kleinhirnlose Tiere lang am Leben erhalten und die abnormen Erscheinungen an denselben beschrieben, analysiert und klassifiziert hat. Das erregt logischerweise meine Zweifel, ob die Formel des englischen Philosophen nicht einer teilweisen Berichtigung und Erweiterung bedürfte, um alle die neuen von mir ans Licht gezogenen Thatsachen in sich aufnehmen zu können. Vor Allem ist es nötig, dass der berühmte Philosoph den Begriff der Koordination exakter feststelle, den er in einem viel andern Sinne gebraucht, als es die den Spuren der veralteten Flourrens'schen Doktrin folgenden Aerzte zu thun pflegen.

Um die Verwandtschaft meiner Doktrin mit der von Spencer zu beweisen, beruft sich Ferrier auf eine Stelle in dem Buche von James Ross, *Diseases of the nervous system* (Vol. I p. 57), die den Kommentar zu der Spencer'schen Hypothese bildet.

„Nach dieser Hypothese (schreibt Ross) werden alle Muskeln des Körpers vom Groß- und Kleinhirn innerviert, aber in umgekehrter Weise. Das Kleinhirn reguliert die für unsere Stellung im Raume notwendigen Muskelkontraktionen, während das Großhirn diejenigen regelt, welche notwendig sind um alle Veränderungen der Stellung zu bewirken, die den in der Zeit sich folgenden Eindrücken entsprechen. So lange nun eine gegebene Stellung sich im Gegensatz zur Schwere und anderer Kräfte erhält, müssen die dabei interessierten Muskelkontraktionen fortdauernde und im Gleichgewicht unter einander sein, während jede Veränderung der Stellung die Zerstörung dieses Gleichgewichtes mit sich bringt, da sie das Ueberwiegen der Kontraktionen irgend einer Muskelgruppe über die der andern bedingt, so dass die Stellungsveränderung mit Erschlaffung abwechselnde

„Kontraktion der Muskeln hervorruft. In weiterem Sinne also regelt das Kleinhirn die andauernden oder tonischen Kontraktionen“.

„Keine Lageveränderung kann vom Großhirn aus bewirkt werden, wenn es nicht zuvor eine gewisse tonische Befähigung vom Kleinhirn aus erhalten hat, und keine sichere Bewegung kann von den alternierenden Kontraktionen gewisser Muskelgruppen ausgeführt werden, wenn nicht andere Muskelgruppen in einem Zustande andauernder Kontraktion erhalten bleiben, woraus man den Schluss ziehen kann, dass alle Körperbewegungen sowohl im Kleinhirn, als auch im Großhirn koordiniert sind“.

Nach diesem sehr willkommenen Zitat äußert sich Ferrier noch so: „Das Aufhören des tonischen oder kontinuierlichen Einflusses des Kleinhirnes dürfte sich demnach in dem schwankenden und nicht schrittweisen Charakter aller motorischen Vorgänge offenbaren, sei es des Körpers im Ganzen oder seiner einzelnen Glieder, und theoretisch führte es zu Zuständen, die mit den gegenwärtig bekannten Ergebnissen der Kleinhirnexstirpation bei Tieren im Einklange stehen“.

Ich habe an diesen Folgerungen, die mit den Ergebnissen meiner Forschungen durchaus nicht im Widerspruch stehen, nichts auszusetzen. Auch ich habe den Schluss gezogen, dass der vom Hirn ausgehende Einfluss ein kontinuierlicher ist. Aber ich habe den trophischen Einfluss von dem funktionellen getrennt und habe in beiden nur das verschiedene Gesicht eines und desselben physiologischen Prozesses gesehen, von dem wir nur die hervorleuchtendern Wirkungen kennen. Ferner habe ich auf Grund der experimentellen Ergebnisse die wertvollern Eigenschaften des kontinuierlichen funktionellen Einflusses des Kleinhirnes zu bestimmen gesucht und habe festgestellt, dass es ein sthenischer, tonischer und statischer Einfluss ist. Will etwa Ferrier, dass der Einfluss bloß ein statischer sei? — Auch, abgesehen von der Wirklichkeit der von mir in volles Licht erhobenen asthenischen und atonischen Erscheinungen, würde ein statischer Einfluss für sich etwas Mysteriöses und schwer zu begreifen sein, während ein statischer Einfluss in enger Verbindung mit einem sthenischen und tonischen leicht zu verstehen ist und mit dem, was die gewöhnlichste Beobachtung ergibt, im Einklang steht wie z. B. aus dem allgemeinen Funktionsverfall des Greisenalters zu erkennen ist.

Wie dem auch sei, so bitte ich den Leser zu bemerken, wie groß der Einfluss ist, den meine Lehre vom Kleinhirn auf Ferrier's Geist geübt hat. Er spricht nicht mehr vom Kleinhirn als von dem Organ für das Gleichgewicht, noch sieht er in ihm einen Haufen unbewusster Zentren für Reflex-Anpassung, deren Bestimmung es sei, jedesmal, wenn der Körper nach einer gewissen Richtung hin

das Gleichgewicht verlieren will, sich ins Mittel zu schlagen, um dasselbe wiederherzustellen.

Er spricht jetzt von einem tonischen, kontinuierlichen Einfluss, den das Kleinhirn auf die motorischen Werkzeuge der tierischen Maschine (direkt oder mittels der andern Cerebro-Spinal-Zentren) ausübt, was genau mit der von mir behaupteten Doktrin übereinstimmt. Er fügt sogar hinzu, das sei wahrscheinlich die wahre Formel für die physiologische Bedeutung des Kleinhirns, wenn auch noch festzustellen erübrige, in welcher Weise seine Thätigkeit hervorgerufen und veranlasst werde, die Erregung den Muskeln zuzutragen, sei es im Bunde mit dem Großhirn oder unabhängig von letzterm.

Alles in Allem ist es klar, dass Ferrier, wenn ihn der Verdross, seine frühern geistreichen Hypothesen betreffs der Physiologie des Kleinhirns verlassen zu müssen, nicht zu sehr geschmerzt hätte, jetzt einer der eifrigsten und sicherlich einer der ansehnlichsten Verteidiger meiner Ansichten sein würde.

Physiologisches Institut der k. Universität zu Rom. Dezbr. 1894.

Nachschrift.

Diese Kritik war schon unter der Presse, als mir durch die Güte der Verfasser die Schrift mit dem Protokoll über die von Ferrier und Turner ausgeführten Experimente am Kleinhirn der Affen zugeing¹⁾. Nach ihrer Prüfung halte ich es für zweckmäßig, noch einige Betrachtungen hinzuzufügen, die mein Urteil nicht ändern, aber doch die Ursachen der teilweisen Verschiedenheit zwischen meinen Ergebnissen und denen der beiden englischen Experimentatoren in das richtige Licht setzen.

Was mir zunächst beim Lesen des Artikels von Ferrier und Turner auffiel, war die Methode, der sie sich für die totale und partielle Exstirpation des Kleinhirns bedienen. Sie trepanieren den Schädel an der Stelle des Großhirnhinterhauptlappens, trennen die Dura und das Tentorium des Kleinhirns nach vorangeschickter Ligatur des Sinus lateralis und legen den vordersten Teil des letztern frei. Um zum Kleinhirn zu gelangen sind sie genötigt den Hinterhauptlappen des Großhirns nach oben zu ziehen oder einen Teil desselben zu exstirpieren.

Zur Zerstörung des Kleinhirns bedienen sie sich nicht etwa schneidender Werkzeuge, sondern immer des Galvano-Kauters.

1) D. Ferrier and A. Turner, A record of experiments illustrative of the symptomatology and degenerations following lesions of the cerebellum and its peduncles and related structures in monkeys. *Philosophical transactions*, Vol. 185, B. p. 749—778.

Ogleich ich diese Operationsmethode niemals angewendet habe, hatte ich doch daran fest, dass sie die reine und vollständige Zerstörung irgend eines Teiles des Kleinhirns sehr viel schwieriger macht und den Erfolg derselben, vermöge der Komplikation mit den Nachbarteilen und mit nicht absehbaren Zirkulationsstörungen, beeinträchtigt.

Die Verfasser selbst finden in diesem Verfahren nur den Vorzug vor dem von mir mit vollem Erfolge geübten, dass die Halsmuskelaussätze am Hinterhauptbein geschont werden. Aber meine Methode lässt sich mit einer sehr geringen Trennung der Nackenmuskeln ausführen, da sie nur längs der Mittellinie gespalten und nachher seitwärts mittels Haken, die durch Bleigewichte beschwert sind, auseinander gehalten werden.

Dass der Modus operandi, den Ferrier und Turner befolgen, den Zweck einer exakten physiologischen Untersuchung, wozu eine reinlich und deutlich abgegrenzte Exstirpation des Mittellappens, der Hälfte, oder des ganzen Kleinhirns erforderlich ist, nicht erreicht, das ersieht man klar aus den Hirn-Photographien der operierten Affen, die sie in ihrem Artikel vorführen. Es sind im Ganzen 8 Photographien und betreffen 6 Affen. Die beiden ersten Figuren, die nach Angabe der Vff. Fälle von vollständiger Kleinhirnexstirpation darstellen sollen, zeigen, dass wenigstens zwei Drittel der Kleinhirnmasse unberührt geblieben und von normalem Aussehen ist. Fig. 8, woran man sehen soll, dass der Mittellappen allein fehle, zeigt ein Kleinhirn, das auf seiner ganzen Oberfläche verändert erscheint. Die Figuren 3 u. 4, 5 u. 6 geben etwas deutlichere Bilder von 2 Exstirpationen des linken Seitenlappens, doch auch nicht von vollständigen Exstirpationen, da die Flocke zurückgeblieben ist. Fig. 7 endlich, die einen dritten Fall von Exstirpation des linken Seitenlappens darstellen soll, zeigt vielmehr eine unregelmäßige Desorganisation des Mittellappens.

Es scheint nicht, dass die Verfasser jemals die vollständige halbseitige Exstirpation (wobei nicht nur ein Seitenlappen, sondern auch die Hälfte des Mittellappens abgetragen wird) versucht haben, auf der ich ganz besonders bestand, und das große Interesse, das sie für die Kleinhirnphysiologie hat, hervorhob.

Prüfen wir die Dauer und die Bedeutung der Beobachtungen Ferrier's und Turner's an den operierten Affen, so finden wir sofort, dass sie sehr mangelhaft und durchaus ungenügend sind, nicht sowohl in Hinsicht auf die Absicht neue Erscheinungen zu entdecken, als auch für die Kontrolle und Beleuchtung der schon von mir exakt beschriebenen und beleuchteten.

Von den drei Affen, an denen die unvollständige bilaterale Exstirpation ausgeführt wurde, lebte der erste ca. 2 $\frac{1}{2}$ Monate, der

zweite 5 Tage, der dritte 3 Tage. Die Beobachtungen geschahen mit Unterbrechungen und waren unvollkommen, die Ergebnisse zu unbestimmt ausgedrückt.

Von den andern drei Affen mit unvollständiger einseitiger Exstirpation wurde der erste nach 4 Monaten, die beiden andern nach ca. 2 Monaten getötet, weil man die Symptome für permanent hielt. Auch bei diesen 3 (in physiologischer Beziehung wichtigeren) Fällen lassen die Prüfungen und Beobachtungen Vieles zu wünschen übrig, was Vollständigkeit, Klarheit und Präzision der Sprache betrifft.

Interessanter und besser bestellt sind Ferrier's und Turner's Studien über die konsekutive Nervendegeneration nach Kleinhirnläsion und namentlich nach Durchschneidung der Kleinhirnschenkel. Sie bestätigen größtenteils die von Dr. Marchi und neuestens von Dr. Mingazzini durch das Mikroskop gewonnenen Resultate an den von mir operierten Hunden und Affen.

Man erkennt aus der ganzen Haltung des Artikels der beiden englischen Neurologen, dass ihr Hauptaugenmerk auf die Beleuchtung und Erweiterung unserer Kenntnis der histologischen Beziehungen der verschiedenen Kleinhirnbündel zu den andern Nervencentren gerichtet ist. Das physiologische Objekt steht dabei in zweiter Linie und die wenigen von ihnen gesammelten Erfahrungen waren nur gelegentliche, so dass ihre Beobachtungen nur als eine unwesentliche Zugabe gelten können, da sie Neues nicht liefern und die objektiven Thatfachen und die darauf beruhende Doktrin, die eine Frucht meiner Forschungen ist, nicht umstoßen können.

Februar 1895.

Die biologische Station zu Plön nach den Forschungsberichten. Teil 2 u. 3.

Von Prof. F. Zschokke in Basel.

(Zacharias O., Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. Teil 2, 1894 u. Teil 3, 1895. R. Friedländer & Sohn, Berlin. Mit Tafeln, Textabbildungen, Karten und Tabellen.)

Die biologische Station zu Plön hat in weitem Maße das Schicksal neuer Schöpfungen erfahren: in sehr verschiedener Weise besprochen und beurteilt zu werden. Ein endgiltiges Urteil aber über den wissenschaftlichen Wert der holsteinischen Anstalt und über die Dienste, welche sie der in den letzten Jahren so kräftig aufstrebenden Erforschung des Lebens im Süßwasser leistet, darf sich nur auf die durch Arbeit der Station gezeitigten Forschungsergebnisse berufen. Gelegenheit zu solcher sachlicher Abschätzung bietet sich heute an Hand der letzten umfangreichen Forschungsberichte. Sie sind inhaltlich

so eng verknüpft, dass die Besprechung des einen die Kenntnis des anderen voraussetzt.

In dem Aufsatz über Geologie und Orohydrographie der Umgebung von Plön macht uns W. Ule in klarer und übersichtlicher Weise mit dem Schauplatz der Forschungen bekannt. Speziell schildert er uns die physikalischen und chemischen Verhältnisse des Großen Plöner Sees. Orientierend ist auch die Arbeit von H. L. Krause über die Flora Holsteins, mit besonderer Berücksichtigung der aquatischen und amphibischen Pflanzen. An sie schließt sich im Bericht 3 eine sehr hübsche botanische Abhandlung über die Pflanzenwelt des Plöner Seengebiets aus der Feder von H. Klebahn und E. Lemmermann. Sie zeichnet uns den allgemeinen Charakter der Seenflora und bespricht die Pflanzenverteilung, dieselbe durch biologische Streiflichter beleuchtend. Einige neue Planktonalgen finden vorläufige Charakterisierung. Der zweite Teil der Arbeit bringt das Verzeichnis der in der Umgegend von Plön gesammelten Algen (mit Einschluss der Flagellaten); eine Reihe von Formen werden als neu beschrieben. In dem häufigen Vorkommen von Algen auf den Schalen von Mollusken erblickt Verf. einen typischen Fall von Symbiose und stellt denselben in anziehender Weise dar.

Der botanische Besitz des Plöner Sees umfasst eine bedeutende Anzahl von Diatomaceen. F. Castracane zählt in zwei Listen genau hundert Arten dieser Organismen, die teilweise bei der Zusammensetzung des Plankton ein gewichtiges Wort mitsprechen, auf, und J. Brun beschreibt zwei bemerkenswerte neue Formen unter den Namen *Atheya Zachariasii* und *Stephanodiscus Zachariasii*. Einen Beitrag zur Kenntnis der Flora der Umgebung liefert H. Klebahn durch Aufzählung der von ihm bei Plön gesammelten Schmarotzerpilze.

Material zu einer spezieller lacustrisch-botanischen Arbeit morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Inhalts bot P. Richter die früher nur aus England und Amerika bekannte *Gloietrichia echinulata*. Die Alge bedeckt zu gewisser Jahreszeit den Plöner See in unschätzbaren Mengen, die eigentümliche Erscheinung der Wasserblüte erzeugend. Auf das interessante Objekt kommt S. Strodtmann im 3. Bericht zurück. Er behandelt in seiner sehr lesenswerten Arbeit über die Lebensverhältnisse des Süßwasserplankton *Gloietrichia* mehr von der biologischen Seite. Die vertikale Verbreitung der Alge im ruhigen und bewegten See erlaubt den Schluss, dass die Verteilung des schwebenden Organismus durch Strömungen, die Wind und Temperaturdifferenzen ihren Ursprung verdanken, bedingt wird. Als in Anpassung an die freischwimmende Lebensweise entstandene Schwebepara-
apparate besitzen die Erzeuger der Wasserblüte (Chroococcaceen und Nostocaceen) die sogenannten „roten Körner“. Richter sprach die-

selben als schwefelhaltig an, Strodtmann deutet sie, wohl richtiger, als Vakuolen, angefüllt mit einem gasförmigen Stoffwechselprodukt.

Den zoologischen Arbeiten geht naturgemäß die Aufstellung der für den Plöner See giltigen faunistischen Liste voran. Ihr Umfang wächst von Jahr zu Jahr; sie zählt nach dem letzten Bericht 271 Arten auf. Das holsteinische Wasserbecken beherbergt neben der gewöhnlichen Lebewelt des Süßwassers eine Reihe nicht allgemein verbreiteter Gestalten. So fand sich — nach der Bestimmung von R. Blanchard — der aus dem finnischen Lappland bekannte Blutegel *Plecobdella Raboti*, R. Bl. Die von Klebs beschriebene *Chrysamoeba radians* erfüllt den See in pelagischer Häufigkeit. Je vier Individuen der Amöbe sind zu einer Kette vereinigt. Als seltene Erscheinungen dürfen auch *Polyarthra aptera*, Rousselet, und eine Varietät von *Plagiostoma lemani*, Dupl., angeführt werden. Weniger auffallend ist das Vorkommen der in jüngster Zeit an manchen Orten entdeckten Süßwassernemertine *Tetrastemma lacustre*, Dupl. *Microstoma inermis*, Zach., dürfte sich vielleicht identisch erweisen mit der von Fuhrmann bei Basel gefundenen und als *M. canum* getauften Art. In stattlicher Zahl werden neue Formen charakterisiert. Sie gehören zum größten Teil dem Stamme der Protozoen an und liefern im Verein mit älteren Bekannten O. Zacharias Gelegenheit zu einer Reihe interessanter morphologischer, entwicklungsgeschichtlicher und biologischer Beobachtungen. So wird einlässlicher das zwischen *Dileptus tracheloides* n. sp. und Zoochlorellen herrschende symbiotische Verhältnis geschildert. Für das Infusor drücken sich die Folgen des Zusammenlebens mit den Algen morphologisch durch Verlust des Mundes und Rückbildung des Tastrüssels aus. Bei der Fortpflanzung wandert ein Teil der Zoochlorellen in den Sprössling. In den kugligen Flagellatenkolonien von *Eudorina elegans* wurde ein Parasit aus der Gruppe der Chytridiaceen entdeckt. Er hält sich im Centrum der Kugel auf und zehrt an ihrem Protoplasma.

Manches erfahren wir über den Bau der Monaden und Familienstücke von *Uroglena volvox*. Für sie wurde Teilung der Kolonien und zu gewissen Zeiten Cystenbildung beobachtet.

Aspidogaster conchicola, Baer, der im Herzbeutel der Anodonten häufige Trematode — es wurden in ein und derselben Muschel bis 33 Exemplare des Schmarotzers gefunden — gab Zacharias Anlaß zu histologischen Untersuchungen über Cuticula, Parenchym, Nervensystem, Muskulatur, Exkretionssystem, Ei und Embryo der schmarotzenden Platyhelmen. Methylenblaufärbung lebender Würmer gestattete manchen Einblick in die feine Struktur und ließ besonders die abgetrennten Myoblasten (Sommer-Landois'schen Zellen) deutlich hervortreten. Dieselben Elemente hat bekanntlich Blochmann mit Hilfe sorgfältiger Technik im Organismus mancher Cestoden erkannt.

Zu der Gruppe der bis jetzt besprochenen zoologischen Beiträge, die auf faunistischer Basis sich erhebend weite Einblicke in das Gebiet der Morphologie und Biologie gewähren, gehört auch die Abhandlung von H. Brokmeier über die Süßwassermollusken der Gegend von Plön. Sie enthält sorgfältige und interessante Angaben über Vorkommen und Verbreitung von 29 Weichtieren im Plöner See und über die Entstehung und Bedeutung der am Ufer liegenden „Muschelpätze“. Speziellere Behandlung erfahren *Limnaeus stagnalis* und *L. palustris* mit ihren Varietäten; hauptsächlich wird die Wirkung der äußeren Lebensbedingungen auf Ausbildung der Molluskengehäuse geprüft. Die Fähigkeit der aquatilen Schnecken am Wassergewölbe dahin zu kriechen findet eine von der Simroth'schen Deutung abweichende Erklärung.

Faunistisch endlich ist die Mitteilung Garbini's über eine im Plöner See hausende Varietät des *Gammarus fluviatilis*.

Ganz besondere Aufmerksamkeit und Ausdauer aber wurde der Beobachtung der limnetischen Organismenwelt gewidmet. Mit Zusammensetzung, Verteilung, Menge, Lebensweise des Plankton im Plöner See, sowie mit dem periodischen Auftreten und Verschwinden der einzelnen freischwimmenden Organismen und mit ihrer Anpassung an das limnetische Leben beschäftigt sich eine lange Reihe von Arbeiten von Zacharias; ihnen schließen sich Abhandlungen von Strodttmann und E. Walter an.

Es ist in dieser Richtung schon jetzt ein reiches und zuverlässiges Material zusammengetragen worden, das ein Herantreten an die komplizierten Planktonfragen mit größerer Aussicht auf Lösung, als bisher gestattet.

Ueber Konservierungs- und Tötungsmethoden für das limnetische Material berichtet uns Zacharias; derselbe empfiehlt die Methode der Wägung zur annähernden Bestimmung der einen See belebenden Planktonmassen. E. Walter schlägt im Bericht 3 einen in der Teichwirtschaft praktisch verwendbaren Modus zur quantitativen Abschätzung der Menge freischwimmender Organismen vor. Zacharias bestimmt mit seiner Wägemethode jeweilen den Planktongehalt einer Wassersäule von 40 m Höhe und einem Quadratmeter Fläche. So lässt sich ungefähr ein Begriff über die im Wasser freischwebende Menge lebender Substanz gewinnen, und die Schwankung und Verteilung der Planktonquantität zu verschiedenen Jahreszeiten in großen Zügen übersehen. An Ertragsfähigkeit steht das süße Wasser hinter dem kultivierten Feld kaum zurück. Die Wägungen bezogen sich hauptsächlich auf *Melosira laevis*, über deren Morphologie und Vermehrung uns beiläufig Manches berichtet wird. Auch der Einfluss der Planktonmenge auf die Durchsichtigkeit des Wassers wird bei dieser Gelegenheit gebührend gewürdigt.

Eine höchst anziehende Frage, die indessen nur durch lang andauernde und gewissenhafte, regelmäßige Beobachtungen der definitiven Erledigung näher gertickt werden kann, ist die nach den Gesetzen des periodischen Erscheinens und Verschwindens der Planktonorganismen. Hier liegt ein schönes und dankbares Arbeitsfeld für biologische Stationen; die Plöner Anstalt bebaut dasselbe, wie es scheint, mit Geschick und gutem Erfolg. Der von ihr aus durchforschte See beherbergt mindestens 80 limnetische Lebewesen — 60 Tiere und 20 Pflanzen. Charakteristisch für dieses Limnoplankton ist nicht sowohl seine Lokalisierung auf die Seenmitte, denn diese ganze schwimmende Welt nähert sich auch unmittelbar dem Ufer, als vielmehr die gesteigerte Schwebfähigkeit und die große Zahl seiner Individuen.

Gesetz und Regel beherrschen die wechselnde Zusammensetzung des Süßwasserplankton. Die Periodizität der einzelnen Formen wiederholt sich jedes Jahr wesentlich in denselben Zeitschranken. Einzelne Arten können allerdings gelegentlich ausbleiben oder nur in spärlicher Zahl sich einstellen, während andere ganz neu auftreten. Neben dem Gang der Temperatur sprechen Flächen- und Inhaltsverhältnisse des heimatlichen Gewässers ein entscheidendes Wort bei der Gestaltung des periodischen Lebenslaufes der limnetischen Welt. Auch die Ernährungsbedingungen sind in der berührten Frage sehr zu berücksichtigen. So stehen z. B. die Entomostraken in enger Abhängigkeit von vegetabilischer Nahrung, werde dieselbe nun geboten durch schwimmende Algen oder durch die zerfallende Pflanzenwelt des Ufers. Endlich muss ausdrücklich auf die verschiedene Vermehrungsschnelligkeit der einzelnen limnetischen Organismen hingewiesen werden.

Unter diesem mannigfachen Einfluss vollziehen sich die Individuenschwankungen im Plankton des Süßwassers. Nicht nur weit von einander abliegende Wasseransammlungen — Plöner- und Zürichersee —, sondern auch unmittelbar benachbarte Becken verhalten sich in Bezug auf Periodizität im Auftreten ihrer Bewohner sehr verschieden, so verschieden eben, als die äußeren Bedingungen, die sie ihrer Lebenswelt bieten.

Die hier ausgesprochenen allgemeinen Sätze werden gestützt durch ein reiches Material sorgfältig geordneter Tabellen, die Auftreten, Ueberhandnahme und Verschwinden der limnetischen Lebewesen im Laufe des Jahres illustrieren. Alles Dokumente, die auf den Stoffumsatz im süßen Wasser ein helles und zuverlässiges Licht werfen. Etwa 50 Tiere sind so während zweier Jahre in Plön gewissenhaft und regelmäßig verfolgt worden.

An die Fragen nach Qualität, Quantität und Periodizität des Plankton knüpft sich diejenige nach horizontaler und vertikaler Verteilung. Auch sie findet in den Forschungsberichten eingehende Würdigung. Schon im 2. Heft macht Zacharias darauf aufmerksam,

dass die Verbreitung limnetischer Organismen keine gleichmäßige durch den ganzen See sei. Anhäufungen oder Zusammenschaarungen von Planktonwesen kommen zu gewissen Zeiten an gewissen Stellen vor. Das lässt Hensen's Zählmethode nicht unter allen Umständen, insbesondere nicht für Landseen als ausreichend erscheinen.

Im 3. Bericht werden die Verbreitungsgesetze an der Hand von Untersuchungen Zacharias und besonders auch Strodtmann's näher umschrieben und erklärt. Es ergibt sich, dass Tiefenverhältnisse und wohl auch Beschaffenheit des Untergrunds die Planktonverteilung beherrschen. Die Verteilungsdifferenzen können bis zu einer Vervielfachung des Volumens der schwebenden Lebewelt gehen.

Im Plöner See zeigt das Plankton weder nach Quantität noch Qualität eine regelmäßige Ausbreitung, wie man sie theoretisch voraussetzen könnte. Ebenso erweist sich Masse und Zusammensetzung der limnetischen Welt in nahe gelegenen, miteinander verbundenen Seen als sehr verschieden. Je geringer die Flächenausdehnung eines Sees im Verhältnis zur Tiefe ist, desto ärmer wird auch seine pelagische Bevölkerung.

Für die vertikale Verteilung des Limnoplankton gelten zahlreiche Unregelmäßigkeiten. Ueberraschend ist es, dass im Gegensatz zu den ausgedehnten subalpinen Wasseransammlungen der Schweiz im Plöner See die limnetischen Kruster und Rotatorien Nachts nicht in größerer Zahl zur Oberfläche emporsteigen. Strodtmann ruft die durch Temperaturschwankungen erzeugten Strömungen an, um das periodische Auf- und Absteigen der Algen in den Schweizerseen zu erklären. Dazu käme noch die ausgiebige Vermehrungsthätigkeit pflanzlicher Organismen nahe der Wasseroberfläche.

Aus eigener Erfahrung kann Referent beifügen, dass das nächtliche Aufwärtswandern des tierischen Limnoplankton nirgends deutlicher zum Ausdruck kommt, als in gewissen Seen des Hochgebirgs. Die Oberfläche des prächtigen Lütnersees an der Seesaplane z. B., der durch Tiefe und Ausdehnung dem pelagischen Leben jeden möglichen Vorschub leistet, ist während des Tages verwaist, oder von relativ nur wenig zahlreichen Copepoden (*Diaptomus bacillifer* und *Cyclops strenuus*) belebt. Nachts dagegen entfaltet sich dort ein wimmelndes Leben, in das sich Cladoceren, Copepoden und Rotatorien teilen.

An einigen limnetischen Organismen wurden spezielle Beobachtungen gemacht, sie beziehen sich hauptsächlich auf Inzystierung bei *Dinobryon* und mitotische Kernteilung bei *Ceratium*.

Neben den zahlreichen Fragen, deren Lösung von der biologischen Station zu Plön in weitem Umfang in Angriff genommen ist, sind einige andere vorläufig gestreift worden. Ihre weitere Behandlung verspricht interessanteste Resultate. Besonders verdient die periodische Gestaltsveränderung, der Saisonpolymorphismus, mancher tierischer Bewohner

des Süßwassers eingehendste Beachtung. Zu den im Jahreslauf sich verändernden Organismen gehören *Ceratum hirundinella* und in höherem Maße Hyalodaphnien und Bosminen. Sie zeigen im Winter im allgemeinen Reduktionerscheinungen, während dagegen das Rädertier *Bipalpus vesiculosus* sich zu derselben Jahreszeit verlängert und streckt. Ähnliche Vorgänge scheinen übrigens unter niederen Wasserbewohnern weitere Verbreitung zu genießen. Ein Schüler des Referenten, Th. Stingelin, beobachtete deutliche periodisch wiederkehrende Umformung bei manchen Cladoceren, speziell Angehörigen der Genera *Daphnia* und *Ceriodaphnia*. Die hier ins Gewicht fallenden morphologischen und biologischen Gesetze zu ergründen stellt eine dankbare Aufgabe dar. In Plön bietet sich reiches Material und Gelegenheit der Frage der individuellen, der lokalen und der periodischen Varietätenbildung nahe zu treten.

Kaum minder anziehend ist die zweite von Zacharias angeregte Frage, nach der Aufgabe der sessilen Lebensweise zu Gunsten der schwimmenden. Es wären in dieser Hinsicht hauptsächlich die freilebenden Vertreter der sonst festsitzenden Genera *Floscularia*, *Carchesium*, *Epistylis* nach Bau und Geschichte zu prüfen; auch *Dinobryon* mit seinen nach Lebensweise verschiedenen Arten käme in Betracht.

Endlich dürfte die Frage aufgeworfen werden, ob das von Chun für marine Tiere aufgestellte Gesetz auch für das Süßwasser Geltung habe. Ob auch Seenbewohner im Sommer die Wasseroberfläche verlassen, um größeren Tiefen zuzuwandern. Gewisse Anzeichen, dass jenes Gesetz auch die Organismen des süßen Wassers zum Teil beherrsche, fehlen nach Zacharias nicht. Manche Tiere sollen sich vor Abschluss der jährlichen Lebensperiode noch in der Tiefe finden, nachdem sie an der Oberfläche längst verschwunden sind.

Am Schlusse des zweiten Forschungsberichts zeichnet E. Walter in klaren Zügen Stellung und Bedeutung biologischer Stationen am süßen Wasser, sowie Aufgabe und Platz der Biologie im engeren Sinne in der heutigen Naturforschung. Wir können uns seinen Ausführungen anschließen. Durch die in gedrängter Kürze skizzierten Arbeitsergebnisse der Plöner Station scheint mir zweierlei von Neuem bewiesen zu werden: die in letzter Zeit immer allgemeiner anerkannte Tatsache, dass das Leben im Süßwasser genauer Erforschung wohl wert sei, und der Nutzen, den permanente Seenlaboratorien der Erschließung der stehenden Gewässer bringen können. Der zweite Punkt darf noch genauer gefasst werden. Süßwasserstationen erweisen sich als unentbehrlich, sobald die Lösung bestimmter Aufgaben an die Hand genommen wird. Dies bezieht sich auf die allseitige Erforschung der komplizierten Limnoplanktonverhältnisse und auf die damit eng verknüpften Fragen nach dem Stoffumsatz im Süßwasser. Hier können

nur Beobachtungen von großer Ausdauer und Regelmäßigkeit dem gesteckten Ziel näher bringen.

Der in Plön energisch und zweckbewusst betretene Weg dürfte der richtige sein. Es liegt ja gerade ein Vorteil für die Süßwasserforschung darin, dass die Ausdehnung des ihr offenstehenden Beobachtungs- und Sammelgebietes eine beschränkte ist. Dadurch wird die doppelte Möglichkeit geboten und geradezu als Verpflichtung auferlegt, den Schauplatz, auf dem sich die zu beobachtende Organismenwelt bewegt, nach seinen physikalischen und chemischen Bedingungen kennen zu lernen und sich floristisch und faunistisch beinahe vollständig zu orientieren. Auf dieser soliden Basis erst erhebt sich die morphologische und biologische Betrachtung der Lebewelt.

Die Bahn ist von Forel bei seinen Studien über den Genfersee vorgezeichnet worden, die biologische Station in Plön scheint sich ausgiebig auf derselben vorwärts zu bewegen, und zwar, wenn nicht alle Anzeichen trügen, mit Aussicht auf ganzen Erfolg.

Arthur Milnes Marshall, Lectures on the Darwinian theory.

Edited by C. F. Marshall. With 37 illustrations.

8. XX u. 236 S., 1894, London, David Nutt.

Wenngleich es nicht an Schriften fehlt, welche die Darwin'sche Theorie für Anfänger darstellen, so kann man doch das oben genannte Buch solchen, die sich mit den Grundzügen der Theorie bekannt machen wollen, warm empfehlen. Entstanden aus Vorlesungen, welche der verstorbene Verf. im Jahre 1893 in Verbindung mit den „Extension Lectures“ der Victoria-Universität gehalten hatte, wurden sie nach den im Nachlass vorgefundenen Heften und, wo es erforderlich war, nach anderen, bisher unveröffentlichten Vorlesungen des Verf. ergänzt. Daraus hat sich allerdings eine gewisse Ungleichheit in der Darstellung ergeben, da einzelne Vorlesungen nur in Noten vorhanden waren. Doch sind alle wichtigen Fragen, wenn auch nicht erschöpfend behandelt, so doch soweit klar dargelegt, dass der Anfänger die Natur des Problems deutlich erkennen kann.

In der ersten Vorlesung wird die Geschichte der Evolutionstheorie abgehandelt. Aristoteles, Linné, Buffon, Cuvier, Goethe, Lamarck, Geoffroy St. Hilaire, Hutton, Lyell und Herbert Spencer werden kurz besprochen und zum Schluss die Selektionstheorie von Darwin und Wallace in ihren unterscheidenden Merkmalen von den vorhergehenden Theorien erörtert. Die zweite Vorlesung handelt von der künstlichen und natürlichen Auslese; ein Vergleich beider bildet den Schluss. In der dritten und vierten Vorlesung werden die aus Paläontologie und Embryologie hergeleiteten Beweise besprochen und gezeigt, warum dieselben nicht vollständig sein können. Die fünfte Vorlesung handelt von den Farben bei Tieren und Pflanzen und ihrer Bedeutung für die Auslese. In der sechsten Vorlesung werden die Einwendungen gegen die Darwin'sche Theorie beleuchtet; hier kommen der Reihe nach die fehlenden Zwischenglieder, die unverändert durch

lange Perioden sich gleichbleibenden Typen, die Degeneration oder Zurückbildung von Organen, das Bestehenbleiben niederer organisierter Wesen neben höher organisierten, die behauptete Nutzlosigkeit kleiner Abweichungen, der Funktionswechsel der Organe u. s. w. zur Sprache. In der siebenten Vorlesung wird der Ursprung der Wirbeltiere behandelt, wobei die Ascidien als degenerierte Wirbeltiere dargestellt werden. Den Schluss dieser Vorlesung bildet die Besprechung des Ursprungs des Menschen und ein Vergleich der Entwicklung der Formen mit dem, was über die Entwicklung der Sprachen bekannt ist. Die Schlussvorlesung endlich gibt eine kurze, anziehend geschriebene Darstellung von dem Leben und den Werken Darwin's.

P.

L. und C. Schröter, Taschenflora des Alpen-Wanderers.

Zürich. Verlag von Meyer und Zeller. Preis 7 fr. 50 cts.

Einem Buche, das die 4. Auflage erlebt hat, ein empfehlendes Wort auf seinen Weg geben, heißt fast Eulen nach Athen tragen. Es hat den Beweis erbracht, dass es einem Bedürfnis entsprach, eine Lücke ausfüllte.

Wenn wir dennoch mit einigen Worten an diesem Orte auf dasselbe aufmerksam machen, geschieht es im Interesse jener Leser, die ohne Botaniker zu sein auf ihren Alpentouren in Mitten des herrlichen Schmuckes der Alpenmatten und Felsen, gerne einen Berater zur Seite hätten, der sie in zuverlässiger Weise in dem umgebenden Blumenflor einigermaßen orientieren würde.

Auf 18 Tafeln kommen 170 Arten zur Abbildung, kolorierte Habitusbilder der kleinern Arten, Bilder der Blüten und Blätter bei größern Pflanzen. Die Mehrzahl der Arten ist in Zeichnung und Farbe sehr wohl gelungen. So wird auch der, welcher zum ersten Male einen Blick in die Pflanzenwelt der Alpen wirft, an Hand der Abbildungen die wichtigeren und verbreiteteren Arten sicher zu erkennen vermögen. Hin und wieder sind, wohl um des Bächleins handlichen Umfang nicht preiszugeben, etwas viele Einzelbilder auf einer Tafel vereint, so dass die Uebersichtlichkeit etwas leidet.

Der die Tabelle begleitende Text gibt in deutscher, französischer und englischer Sprache knappe Diagnosen, für welche nicht ein wissenschaftlicher Gesichtspunkt leitend war, sondern einzig der Wunsch auch dem Laien verständlich zu sein. Dieser Zweck ist völlig erreicht.

An den Verleger möchten wir den Wunsch richten, bei einer kommenden Auflage darauf Bedacht zu nehmen, dass außer *Poa* und *Eriophorum* noch einige andere der häufigern Gräser und Scheingräser zur Darstellung gebracht werden. Bilden sie doch nicht minder als die farbenreichen Blumen eine Zierde des Straußes, den der Pflanzenfreund bindet.

Robert Keller (Winterthur).

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Juni 1895.

Nr. 11.

Inhalt: **Zopf**, Cohn's Hämatochrom ein Sammelbegriff. — **Braem**, Was ist ein Keimblatt? — **Reibisch**, Ergebnisse der Plankton-Expedition. — **Mayer**, Lehrbuch der Agrikulturchemie. — **Bauer**, Ueber das Verhältnis von Eiweiß zu Dotter und Schale in den Vogeleiern. +

Cohn's Hämatochrom ein Sammelbegriff.

Von **Wilhelm Zopf** in Halle.

Als Hämatochrom hat F. Cohn einen roten Farbstoff bezeichnet, den er vor 45 Jahren in der Blutalge, *Haematococcus pluvialis* auffand¹⁾, und welchen er später²⁾ in der Weise charakterisierte, dass er ihn als ein scharlachrotes, in Alkohol und Aether lösliches, durch Jod blau werdendes Oel bezeichnete, das vom Rhodophyll der Florideen wie von dem purpurnen Phycocchrom vieler *Oscillarineae* durchaus verschieden sei.

Nach Cohn's Auffassung bedingt nun diese Substanz auch die Rotfärbung einer ganzen Reihe anderer Chlorophyceen (oder wenigstens gewisser Organe derselben) aus den Familien der „Volvocineen, Protococcaceen und Palmellaceen“ sowie aus den Gattungen *Chroolepus* (*Trentepohlia*), *Sphaeroplea*, *Bulbochaete*.

Eine Prüfung hat diese Auffassung bisher nicht erfahren. Mir erschien eine solche schon aus folgenden Gründen wünschenswert.

Vergleicht man ganz frische Vegetationen der Veilchenalge (*Trentepohlia Jolithus*) und solche der Blutalge (*Haematococcus pluvialis*), so wird man einen erheblichen Farbenunterschied finden. Die Letztere sieht in Masse auf dem Filter gesammelt dunkel rotbraun aus, in dünnen Schichten im Wasser verteilt intensiv blut-

1) Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus pluvialis*. Nova acta Leop., Bd. 22, Teil II, Breslau 1850.

2) Beiträge zur Physiologie der Phycocchromaceen und Florideen, in: M. Schultze's Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. III, (1867), S. 44.

rot; die Erstere dagegen zeigt ein viel helleres Rot, das man etwa als Mohrrübenrot oder Ziegelrot bezeichnen könnte.

Die mikroskopische Untersuchung lässt in den Zellen der *Trentepohlia* hellgelbe, goldgelbe bis orangegelbe Tropfen erkennen, in denen von *Haematococcus*, ausgesprochen blutrote.

Zieht man 1 g frischer *Trentepohlia* mit 50 g Alcohol absolutus aus, so erhält man eine rein gelbe Lösung; unter den gleichen Verhältnissen gibt *Haematococcus* (im Dauerzustande gesammelt) eine deutlich roten Ton zeigende Lösung.

Nach meinen sonstigen Erfahrungen deuten solche, wenn auch ganz äußerliche Unterschiede bereits eine Differenz in den Farbstoffen an.

Nun ist durch frühere Untersuchungen¹⁾ sicher gestellt, dass das sogenannte Hämatochrom von *Trentepohlia Jolithus* ein gelbes Carotin darstellt, welches nach Krystallform, Löslichkeitsverhältnissen, chemischen und spektroskopischen Reaktionen dem Mohrrüben-Carotin sehr nahe steht. Die rote Substanz in *Haematococcus* dürfte demnach einen ganz anderen Körper darstellen.

Zur Prüfung dieser Frage benutzte ich Material, welches ich im August 1893 auf einem Sandsteinfelsen der Ruine Trifels in der Hardt²⁾ und später in reichlicherer Menge in dem Bassin eines außer Thätigkeit gesetzten Springbrunnens zu Oberthal bei Baiersbronn in Württemberg zu sammeln Gelegenheit fand. An letzterer Lokalität hatte sich die Alge in dem angesammelten Regenwasser so massenhaft entwickelt, dass sie die Wände des Bassins als relativ dicker rotbrauner Absatz bedeckte. Derselbe bestand fast ausschließlich aus Dauersporen. Indem ich die aufgeführte Masse durch ein Tuch filtrierte und das Wasser abpresste, erhielt ich einen schmutzig rotbraunen Teig im Gesamtgewicht von etwa 1 Kilo. Ein Teil desselben wurde an der Luft getrocknet aufbewahrt, wobei er schmutzig grauviolette Färbung annahm, das Uebrige in ein größeres Gefäß mit absolutem Alkohol eingetragen.

Das Lösungsmittel färbte sich sofort ungarweinartig, mit zunehmender Konzentration ward diese Färbung intensiver und schließlich tief rotbraun. Durch wiederholte Extraktion, namentlich in der Wärme, lässt sich Alles, was die Alge an Farbstoffen enthält, in Lösung bringen, denn zuletzt bleibt eine nur noch graue Masse zurück.

Um von vornherein ein ohngefähres Bild zu gewinnen, was von Farbstoffen man in jenem rohen alkoholischen Auszuge erwarten dürfe, machte ich folgende Ueberlegung:

1) W. Zopf, Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. I. Ueber das Hämatochrom, in: Beiträge zur Physiol. u. Morphol. niederer Organismen, Heft I, S. 30—40.

2) Herr Dr. P. Gräfenhan in Karlsruhe hatte die dankenswerte Freundlichkeit, mich an genannter Lokalität zu führen.

Die Alge enthält zunächst, was ja längst bekannt ist, Chlorophyll; (in den Dauerzellen — mit solchen arbeitete ich vorzugsweise — tritt dasselbe meistens so sehr zurück, dass es mikroskopisch nicht wahrgenommen wird).

Jeder chlorophyllhaltige Organismus produziert aber — was durch sehr zahlreiche Erfahrungen völlig sicher gestellt zu sein scheint — neben Chlorophyll ein gelbes Carotin.

Die so intensiv rote Färbung des Zellinhalts deutet ferner einen roten Farbstoff an. Da man nun durch Behandlung der blutroten Tropfen mit konzentrierter Säure die Bildung von indigoblauen Kryställchen hervorrufen kann, so ist Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass es sich bei diesem roten Körper gleichfalls um ein Carotin handelt.

Chlorophyll, gelbe Carotine und rote Carotine sind nach den bisherigen Erfahrungen alkohollöslich; folglich müssen in dem alkoholischen Auszuge des *Haematococcus* zu erwarten sein:

1) Chlorophyll; 2) gelbes Carotin; 3) rotes Carotin.

Es kam nun darauf an, diese Stoffe zu trennen. Der Weg, auf dem dies geschieht, ist schon vor längerer Zeit durch Kühne, Maly und Krukenberg angegeben, neuerdings besonders von A. Hansen und mir befolgt worden: Man verseift den rohen alkoholischen Extrakt mit Natronlauge (in kleinem Ueberschuss angewandt), kühlt das alkalische Seifengemenge ab und verdünnt es mit Wasser, aus dem man zuvor die Luft durch Auskochen vertrieben hat. Durch die Verseifung wird das Chlorophyll in die Natriumverbindung übergeführt (von A. Hansen gezeigt), das Fett in fettsaures Alkali und Glycerin; gelbes Carotin wird frei gemacht und rotes (nach Kühne und Maly) ebenfalls in eine Natriumverbindung umgewandelt.

Wenn man nun erwägt, dass das Chlorophyllnatrium (und das fettsaure Salz nebst Glycerin) wasserlöslich, das gelbe Carotin in Petroläther leicht löslich, die Natriumverbindung von roten Carotinen in Petroläther sehr schwer sowie in Wasser unlöslich ist, so lässt sich eine vorläufige Trennung der drei Farbstoffe leicht erreichen: Man braucht das obige mit Wasser verdünnte Seifengemisch nur mit Petroläther zu übergießen, so lassen sich nach einigem Stehen drei schön gefärbte Schichten unterscheiden: zu unterst eine grüne, welche die Natriumverbindung des Chlorophylls enthält, zu oberst eine leuchtend und rein gelbe, die Petrolätherlösung des gelben Carotins darstellend, und auf der Grenze zwischen beiden eine schön ziegelrote Schicht, welche die Natriumverbindung des roten Carotins darstellt.

Zu der Zeit als Cohn seine Untersuchungen machte, waren derlei Trennungsverfahren noch nicht ermittelt, man wusste auch nicht, dass das Chlorophyll stets von gelbem Carotin begleitet sei, rote Carotine waren noch ganz unbekannt, man dachte auch wohl nicht daran,

dass beim Extrahieren mit Alkohol oder Aether Chlorophyll und Fett mit in Lösung gehen, und so kam es, dass Cohn, indem er den blut-roten Stoff aus *Haematococcus* durch Ausziehen der Alge mit Alkohol oder Aether zu gewinnen suchte, ein rohes Gemisch der verschiedenartigsten Substanzen erhielt (Fett, Chlorophyll, gelbes Carotin, rotes Carotin).

Fig. 1.

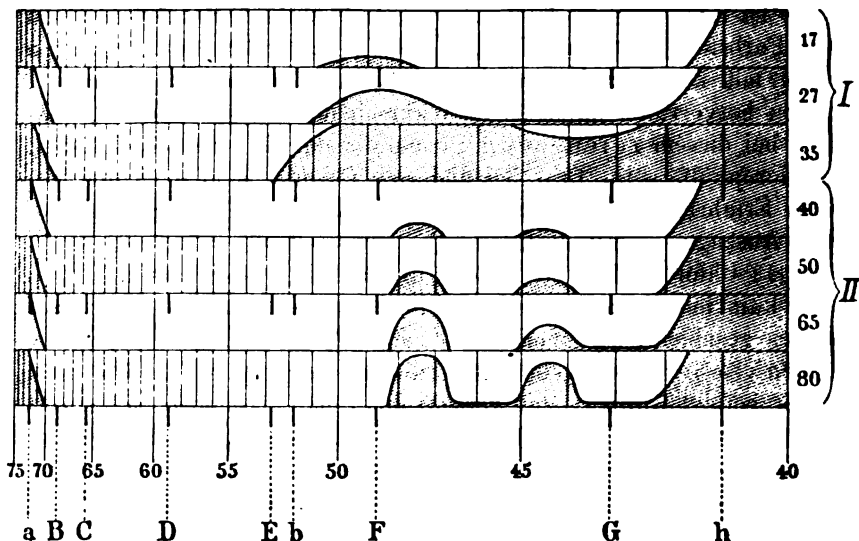


Fig. 1. I = Spektrogramme, welche den Gang der Absorption in einer sehr verdünnten ätherischen Lösung des roten Carotins zeigen.

II = Spektrogramme des gelben Carotins, den Gang der Absorption in einer sehr verdünnten Petrolätherlösung darstellend.

Die Zahlen rechts bezeichnen die Höhe der untersuchten Schichten in Millimetern.

Was zunächst das gelbe Carotin anbetrifft, so lassen sich kleine Mengen desselben für die spektroskopische und sonstige Prüfung sehr leicht aus dem obigen Seifengemisch vollkommen frei von Chlorophyll und rotem Carotin gewinnen, wenn man mit nur wenig Petroläther auszieht. Man trennt die Petrolätherlösung im Scheidetrichter ab, wäscht um etwaige Alkalireste zu entfernen mit destilliertem Wasser und filtriert schließlich. Die leuchtend und reingelb gefärbte Lösung zeigte im Spektroskop bei Sonnenlicht in gewisser Schichtenhöhe zwei schöne schmale und dunkle Absorptionsbänder, das eine dicht hinter *F* gelegen und etwa von λ 485—466 reichend, das zweite zwischen *F* und *G*, etwa von λ 451—437 sich erstreckend (vergl. Fig. 1). Das erste Band schien mir immer etwas kräftiger (dunkler) zu sein als das zweite. Der Verdampfungsrückstand der Petrolätherlösung ist von orangegelber Färbung und gibt mit konzentrierter Schwefelsäure be-

tupft schön blaue Färbung, die auch bei Behandlung mit kleinen Mengen konzentrierter Salpetersäure auftritt, aber hier sehr unbeständig ist. Jodjodkalium färbt jenen Rückstand schmutzig-blaugrün.

Wie die petrolätherische, so zeigen auch die alkoholische, ätherische Chloroform- und Schwefelkohlenstofflösung zwei Absorptionsbänder, nur dass in den beiden letztgenannten Lösungen die Lage derselben mehr nach links gerückt erscheint, am weitesten bei der Schwefelkohlenstofflösung.

Alle die genannten Eigenschaften weisen darauf hin, dass es sich hier um ein zweibändriges gelbes Carotin handelt.

Seinem spektroskopischen Verhalten nach zeigt dasselbe große Ähnlichkeit mit dem von mir isolierten Carotin von *Trentepohlia Jolithus*, woraus vielleicht auf eine nahe Verwandtschaft beider Pigmente geschlossen werden darf. Ein Vergleich mit den seinerzeit von mir erhaltenen Krystallen des *Jolithus*-Hämatochroms war leider nicht möglich, da ich das gelbe Carotin von *Haematococcus* nicht zur Krystallisation zu bringen vermochte.

Was nun das rote Carotin anlangt, so ist dasselbe, und zwar als Natriumverbindung, enthalten in der roten Masse, die sich, wie wir sahen, zwischen der wässerigen Seifenschicht und der Petrolätherschicht ansammelte, bei nicht vollständiger Ansammlung auch noch in der ersteren in Form von feinen Flöckchen suspendiert sein oder sich auch am Boden des Scheidetrichters absetzen kann.

Man gewinnt diese rote Masse vollständig, wenn man, nach Abheben der gelben Petrolätherschicht, das wässrige Seifengemisch durch das Filter gehen lässt. Auf dem Filter bleibt dann ein in dünner Schicht schön ziegelrot, in dicker intensiv blutrot aussehender Ueberzug, der zur Entfernung von den Seifenresten und überschüssigem Alkali mit destilliertem Wasser vollständig ausgewaschen wird. Trocknet man dann die Masse durch Abpressen des Filters zwischen Fließpapier, so erscheint sie dunkel-blutrot oder tief braunrot.

Ich reinigte dieselbe von noch anhängendem gelben Carotin vollständig durch wiederholtes Auswaschen mit Petroläther, zum Ueberfluss auch noch durch Ausziehen mit absolutem Alkohol, wobei man freilich etwas von der roten Substanz verliert.

In Wasser unlöslich, löst sie sich sehr schwer in Alkohol, ziemlich schwer auch in Aether, in Beiden mit ungarwein- bis sherryartiger Farbe; in Chloroform, Benzol und Schwefelkohlenstoff ist sie weniger schwer löslich, mit tief rosenroter bis blutroter oder violetter Farbe; in Petroläther ist sie fast noch weniger löslich, als in Alkohol.

Durch Behandlung mit schwachsaurem Wasser oder Alkohol und Ausschütteln mit Aether wird der Farbstoff frei gemacht.

Die stark verdünnte ätherische Lösung zeigte bei der spektroskopischen Prüfung mittels des Zeiss'schen Spektralkulars und unter

Benutzung von Sonnenlicht nur ein einziges Absorptionsband. Dasselbe lag im Grün und Blau, nach beiden Seiten hin abgeschattet und die stärkste Absorption etwa in der Gegend der Linie *F* zeigend. Den Gang der Absorption veranschaulicht die Spektrogrammgruppe in vorstehender Figur 1. Das Spektrum der alkoholischen Lösung entspricht dem der ätherischen.

Wenn man die ätherische Lösung mit kaltem Barytwasser, dem man etwas Alkohol zugesetzt hat, ausschüttelt, so erhält man die Barytverbindung des roten Carotins. (Bei Verwendung von heißem Barytwasser tritt in der Regel Zersetzung ein.)

Diese Verbindung ist in allen den gewöhnlichen Lösungsmitteln für Carotine, wie Alkohol, Aether, Chloroform, Petroläther, Benzol, Schwefelkohlenstoff völlig unlöslich und zeigt schön rosenrote bis ziegelrote Färbung.

Die durch Schütteln der ätherischen Lösung mit kaltem Kalkwasser erhaltene Calciumverbindung zeigt die gleichen Eigenschaften wie die Barytverbindung.

Verteilt man die Barytverbindung in Wasser, fügt etwas verdünnte Schwefelsäure zu und schichtet Aether darüber, so färbt sich derselbe nach dem Schütteln ungarwein- bis sherryartig, indem er den freigemachten Farbstoff aufnimmt.

Beim Verdampfen der ätherischen Lösung des Farbstoffs auf der Porzellanschale erhält man einen blutroten Ueberzug, der sich, wie alle Carotine, mit konzentrierter Schwefelsäure blau, mit Jodjodkalium blaugrün färbt.

Das rote Carotin findet sich, namentlich soweit es sich um Dauerzustände des *Haematococcus* handelt (und mit solchen habe ich vorzugsweise gearbeitet), in weit reicherer Menge, als das gelbe Carotin; und es kann kein Zweifel sein, dass die rote Färbung der Zellen, die am ausgesprochensten an den Dauerzuständen auftritt, auf das Erstere zurückzuführen ist.

Die Thatsache, dass in *Haematococcus pluvialis* zwei ganz verschiedene Carotine vorkommen, ein gelbes zweibändriges und ein rotes einbändriges, verdient insofern Beachtung, als es sich hier um den ersten Fall eines derartigen Vorkommens bei Algen überhaupt handelt.

Dass bei anderen Pflanzen eine gleichzeitige Produktion zweier Carotine (eines gelben und eines roten) stattfinden kann, wurde von mir vor einiger Zeit betreffs gewisser Pilze aus der Gruppe der Ascomyceten dargelegt, speziell für *Polystigma rubrum* und *Nectria cinnabarina*¹⁾.

1) Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen (Dritte Mitteilung: Ueber Produktion von Carotin-artigen Farbstoffen bei niederen Tieren und Pflanzen), in: Beitr. zur Phys. u. Morphol. niederer Organismen, Heft III, S. 35—46.

Für tierische Organismen haben Maly¹⁾, W. Kühne²⁾ und Krukenberg³⁾ diese Thatsache längst sicher gestellt, der Erstere für das Ei von *Maja squinado* (Seespinne) und vom Huhn, der Zweite für die Retina des Huhns, der Letztere für *Euglena sanguinea* und für die Federn von Spechten. Ich selbst habe ein Beispiel dieser Art bei Krebsen (*Diaptomus bacillifer*) gefunden⁴⁾.

Wenn Cohn bezüglich des *Haematococcus pluvialis* von „Hämatochrom“ spricht, so hat er sicherlich das in den Zellen so reichlich auftretende rote Carotin gemeint.

Andrerseits aber belegte dieser Forscher mit demselben Namen das in der Veilchenalge (*Trentepohlia Jolithus*) vorkommende von mir als gelbes Carotin erkannte Pigment.

Diese beiden Farbstoffe sind indessen chemisch und physikalisch total verschieden; wie folgende Uebersicht zeigt:

Rotes Carotin aus *Haematococcus*.

Geht mit Alkalien und alkalischen Erden ziegel- bis blutrot gefärbte Verbindungen ein, von denen die der alkalischen Erden in allen indifferenten Lösungsmitteln unlöslich sind.

Die alkoholischen, ätherischen und Petrolätherlösungen zeigen ausgesprochen rote Töne (auch in starker Verdünnung).

Der Verdampfungsrückstand der genannten Lösungen ist ziegel- bis tief blutrot.

Das Spektrum zeigt nur ein einziges aber breites Absorptionsband zu beiden Seiten der Linie F.

Gelbes Carotin aus *Trentepohlia*.

Geht mit Alkalien und alkalischen Erden keine Verbindungen ein.

Die verdünnten, alkoholischen, ätherischen und Petrolätherlösungen sind gelb gefärbt.

Der Verdampfungsrückstand der genannten Lösungen ist gelb oder orange gelb.

Das Spektrum zeigt zwei schmale Absorptionsbänder, das eine dicht hinter F, das andere zwischen F und G.

Der Cohn'sche Begriff des Hämatochroms ist daher ein Sammelbegriff. Er umfasst bis jetzt zwei Carotine, das rote aus *Haematococcus pluvialis* und das gelbe (dem Mohrrüben-Carotin sehr nahestehende) aus *Trentepohlia Jolithus*. Ob die übrigen von Cohn als Hämatochrom-Erzeuger namhaft gemachten Algen noch andere Carotine enthalten, bleibt fernerer Untersuchungen vorbehalten.

1) Ueber Dotterpigmente. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1881, Bd. 83, II. Abt.

2) Ueber lichtbeständige Farben der Netzhaut. Untersuchungen aus dem physiol. Institut Heidelberg, Bd. I, (1878), S. 361—365.

3) Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und Farben. Vergl. physiol. Vorträge, Bd. I, Abschnitt III, S. 82 u. 122. — Die Farbstoffe der Federn. Vergl. physiol. Studien, II. Reihe, III. Abt., S. 128—135.

4) l. c. S. 26 ff.

Ich habe schon früher hervorgehoben, dass man die mit Alkalien und alkalischen Erden Verbindungen eingehenden, also offenbar sauerstoffhaltigen Carotine scharf unterscheiden müsse von den übrigen, die solche Verbindungen nicht bilden können und wahrscheinlich sämtlich, wie das Mohrrüben-Carotin, Kohlenwasserstoffe sind, und habe deshalb vorgeschlagen, die Ersteren als Carotinine, die Letzteren als Eucarotine zu bezeichnen.

Das rote Carotin aus *Haematococcus* würde daher zu den Carotininen zu stellen sein.

Gegenwärtig sind bereits eine ganze Reihe von Carotininen bekannt, welche teils aus dem Pflanzenreiche, teils aus dem Tierreiche stammen.

Stellen wir dieselben mit dem Carotin aus *Haematococcus* in Vergleich, so ergibt sich Folgendes:

Das *Nectria*-Rot (Nectriin) und das *Polystigma*-Rot (Polystigmin) die ich seinerzeit aus zwei Schlauchpilzen (*Nectria cinnabarina* und *Polystigma rubrum*) isolierte, zeigen schon insofern einen ganz anderen Charakter, als sie in der ätherischen Lösung zwei Absorptionsbänder aufweisen.

Das Rhodophan, welches Kühne aus dem Hühnerei (einer gewissen rot-dottrigen Sorte) und das Vitellorubin, das Maly aus den Eiern der Seespinne isolierte, unterscheiden sich schon durch die Löslichkeitsverhältnisse der Natrium- und Baryt-Verbindung.

Das von Krukenberg aus *Euglena sanguinea* gewonnene Rhodophan kann nicht zum Vergleich herangezogen werden, da es zu wenig untersucht ist.

Das *Lina*-Carotin, von mir aus den roten Flügeln des Pappelkäfers (*Lina populi*) und das Diaptomin, ebenfalls von mir und zwar aus kleinen Krebsen (*Diaptomus bacillifer* u. A.) gewonnen, sowie endlich mein Liporrhodin, zuerst von Overbeck aus *Micrococcus rhodochrous* isoliert, weisen dagegen sowohl spektroskopisch als auch bezüglich der Löslichkeitsverhältnisse der Natrium- und der Baryt-Verbindung eine recht auffällige Aehnlichkeit mit dem *Haematococcus*-Rot auf, die ohne Zweifel auf nahe Verwandtschaft, wenn nicht auf Identität hindeutet.

Bis eine definitive Entscheidung hierüber vorliegt, dürfte wohl der Cohn'sche Name des Hämatochroms im Sinne des eben charakterisierten *Haematococcus*-Rotes beibehalten werden können.

Dass das Solanorubin, welches Millardet aus der roten Fruchtwand der Tomaten isolierte, ein ganz anderer Körper ist, geht schon daraus hervor, dass es nach meiner Prüfung mit alkalischen Erden und Alkalien keine Verbindung eingeht; also nicht zu den Carotininen, sondern zu den Eucarotininen gehört. Herr Dr. Gerlach hat es aus zuvor mit Alkohol ausgepressten Tomaten durch Extraktion mit

Schwefelkohlenstoff für mich dargestellt. Es krystallisierte beim Einengen dieser Lösung (durch Verdunstung) in schön rubinroten Drusen heraus. Die schnell abfiltrierten Krystalle wurden sofort in Petroläther gelöst und die Lösung bei Sonnenlicht mit dem Zeiss'schen Spektralokular untersucht. Sie zeigte bei starker Verdünnung in niederer Schicht zwei, in mittlerer 3 Absorptionsbänder. Band I lag zwischen b und F , Band II dicht hinter F , Band III vor G . Den Gang der Absorption habe ich in Fig. 2 zur Anschauung gebracht. Auch die Schwefelkohlenstofflösung zeigte drei Absorptionsbänder, nur waren dieselben, entsprechend dem stärkeren Lichtbrechungsvermögen des Lösungsmittels weiter nach der roten Seite des Spektrums hingetückt.

Fig. 2.

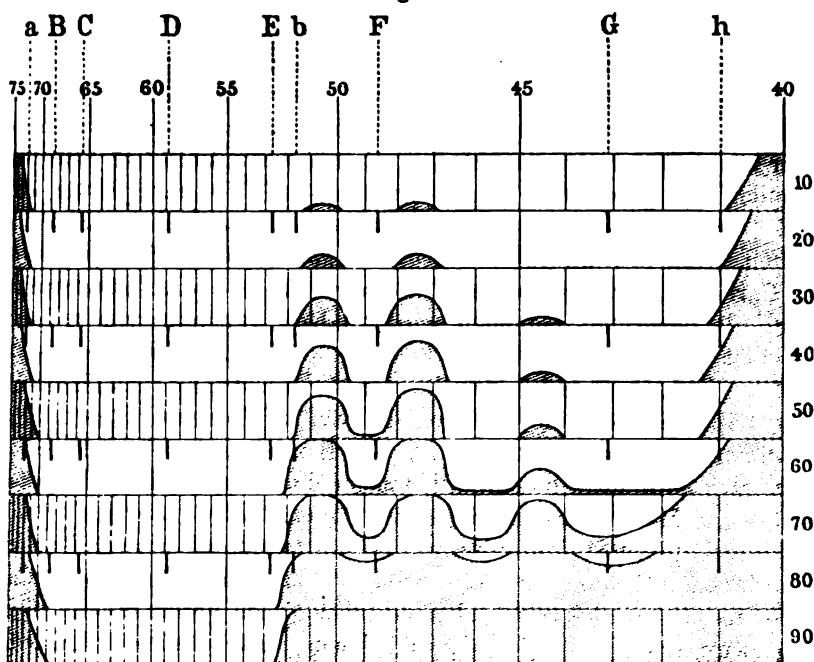


Fig. 2. Spektrogramme einer sehr verdünnten Petrolätherlösung reinen krystallisierten Solanorubins, den Gang der Absorption veranschaulichend. Die Zahlen rechts bezeichnen die Höhe der Schichten in Millimetern.

Das *Haematococcus*-Rot zeigt, wie alle Carotinine, so lange es in derbwandigen Zellen eingeschlossen ist, große Beständigkeit. Die von mir jetzt $1\frac{3}{4}$ Jahr lang trocken aufbewahrten Dauersporen bieten noch ganz die gleiche blutrote Färbung dar, welche sie beim Einsammeln aufwiesen.

Das Eucarotin von *Trentepohlia Jolithus* dagegen hält sich in der trocken aufbewahrten Alge höchstens ein paar Monate.

In den Dauerzellen von *Haematococcus* findet man das Carotin teils in den Fetttropfen gelöst, teils aber in freier mikrokristallinischer Form. Man hat bisher mit Kühne, Krukenberg und A. Hansen angenommen, dass die Carotine hinsichtlich ihrer Entstehungsweise stets an Fett gebunden erscheinen, und sie daher mit dem Namen der Fettfarbstoffe (Lipochrome) bezeichnet. Allein eine nähere Begründung dieser Auffassung ist von keiner Seite gegeben worden. Allerdings treten die Carotine, vielfach an Fette gebunden, auf, aber nur, weil diese Letzteren vorzügliche Lösungsmittel für Carotine darstellen. Auf der anderen Seite aber finden sich nach meinen Beobachtungen, die sich speziell auf die roten Carotine (Carotinine) beziehen, mehrfach Fälle, wo diese Substanzen frei vorkommen.

So habe ich in meinen Beiträgen (Heft III S. 34) bezüglich des *Diaptomus Castor* Jurine angeführt, dass in den schön rotgefärbten Antennen des Weibchens das zu den Carotininen gehörige Diaptomin mir nicht an Fetttröpfchen gebunden entgegentrat; es war vielmehr hier in Körnchen vorhanden, Fett überhaupt nicht zu bemerken. Ähnliches gilt für ein Carotin, welches ich in den Paraphysen eines Schlauchpilzes auffand und über welches ich an anderer Stelle berichten werde. Dass bei *Micrococcus rhodochrous* und *Erythromyza* ein Carotin zur Ausscheidung kömmt und in kristallisierter Form außerhalb der Zellen gefunden wird, habe ich bereits vor 4 Jahren berichtet¹⁾.

Aus diesen Gründen wurde der Ausdruck „Fettfarbstoffe“ oder Lipochrome in vorliegender wie in früheren einschlägigen Mitteilungen vermieden und durch die Bezeichnung „Carotine“ ersetzt. Ich habe dieselbe gewählt, um an den bestbekannten Repräsentanten, das Mohrrüben-Carotin, anzuknüpfen.

Wie ich schon früher sagte, ist es unbedingt notwendig, eine scharfe Unterscheidung eintreten zu lassen, zwischen denjenigen Carotinen, welche mit Alkalien und alkalischen Erden Verbindungen bilden, also sauerstoffhaltig sind, und denen, welche diese Eigenschaft nicht besitzen, weil sie vermutlich sämtlich Kohlenwasserstoffe darstellen, wie das bereits durch Arnaud und Immendorf für das Carotin der Mohrrüben und der grünen Blätter sicher gestellt ist.

Um nun an die allgemeinere Bezeichnung „Carotine“ anzuknüpfen, wurde für die erstere Gruppe der Ausdruck „Carotinine“ für die letztere der Name „Eucarotine“ vorgeschlagen.

Früher kannte man nur solche Carotinine, welche bloß ein einziges Absorptionsband aufweisen. Kühne und Krukenberg nannten

1) Ueber Ausscheidung von Fettfarbstoffen (Lipochromen) bei Spaltpilzen. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, 1891, S. 22—28.

diese Stoffe Rhodophane. In verschiedenen Abhandlungen meiner Beiträge habe ich indessen gezeigt, dass im Tier- wie im Pflanzenreich auch zwei- bis dreibändige Carotinine vorkommen.

Kryptogamisches Laboratorium der Universität Halle a./S.

Was ist ein Keimblatt?

Von Dr. F. Braem in Breslau.

In den entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten der neueren Zeit machen sich immer deutlicher zwei ganz verschiedene Auffassungen der tierischen Keimblätter geltend. So schroff der Gegensatz dieser Auffassungen ist und zu so vielen Erörterungen er auch geführt hat, ist er doch selten oder nie prinzipiell betont worden. Man hat darüber gestritten, ob das embryonale Gewebe, aus dem ein bestimmtes Organ in einem bestimmten Falle hervorgeht, als Ektoderm oder als Entoderm oder als Mesoderm zu deuten sei. Man hat Gründe und Gegengründe erwogen, aber man ist selten mit sich, noch seltener mit dem Gegner ganz einig geworden. Ueber die Thatsachen war man sich klar, und trotzdem herrschte Zweifel. In den Thatsachen konnte der Grund des Zweifels nicht liegen. Der Grund lag tiefer: Was ist ein Keimblatt?

Was ist Ektoderm, was ist Entoderm, was ist Mesoderm? Hätte man hier geforscht, so wären die Ursachen der Differenz nicht lange verborgen geblieben.

Im Folgenden ist der Versuch gemacht worden, die angedeuteten Fragen im Prinzip zu erörtern, damit, falls eine Einigung nicht erzielt werden kann, doch eine reinliche Scheidung der Ansichten möglich sei.

So viel ich sehe, lassen sich in Bezug auf die Deutung der Keimblätter drei verschiedene Ansichten nachweisen, von denen jedoch zwei wiederum als bloße Spielarten einer einzigen zu erkennen sind.

Für einen Teil der Autoren ist das Keimblatt lediglich eine Zellschicht, die eine bestimmte Lage hat. Ektoderm ist so viel als äußere Schicht, Entoderm so viel als innere Schicht, Mesoderm so viel als mittlere Schicht des Körpers. Der Begriff Keimblatt ist also ein rein topographischer. Indem wir ein Organ als einem bestimmten Keimblatte zugehörig betrachten, weisen wir dieses Organ einem bestimmten Gebiete des Körpers zu, legen wir ihm insbesondere eine bestimmte Beziehung zu den Epithelien des Körpers bei. Das gilt aber, streng genommen, immer nur für ein bestimmtes Stadium und für eine bestimmte Zeit. Denn da sich im Lauf der Entwicklung die Lagebeziehungen der Organe und der Körperschichten verändern, so verändern sich auch zugleich die Keimblätter selbst. Aus dem Ektoderm kann ein Entoderm und aus dem Entoderm kann ein Ektoderm werden. Eine Umkehr der Keimblätter in dem Sinne, dass eine Verwandlung

des einen ins andere stattfindet, hat für diese Autoren nichts Anstößiges. So gilt bei den Bryozoen das äußere Blatt der Leibeswand als Ektoderm, wenn aber daraus die innere Schicht der Knospe hervorgeht, so erscheinen dieselben Zellen als Entoderm. Und da bei der weiteren Entwicklung der Knospe die innere Schicht derselben wieder die äußere Schicht der Leibeswand liefert, so findet abermals eine Verwandlung von Entoderm in Ektoderm statt. Ja, da das fertige Polypid seine Lage beständig wechselt, indem es sich vor- und wieder zurückstülpt, so müsste auch da. konsequenterweise eine Umkehr der Keimblätter von Moment zu Moment zugegeben werden; nicht eine räumliche Umkehr, wie sie thatsächlich besteht, sondern eine Umkehr dem Wesen nach, weil ja dieses von der räumlichen Lagebeziehung abhängen soll.

Eine andere Gruppe von Embryologen, insbesondere die der Häckel'schen Schule, gibt einen derartigen Wechsel nicht zu. Für sie ist das einmal gebildete und als Ekt-, Ento- und Mesoderm differenzierte Keimblatt für immer ein solches. Aber auch diese Forscher stehen auf morphologischem Standpunkte. Auch für sie ist das Keimblatt ein morphologisch charakterisiertes Gebilde, und nur morphologische Verhältnisse machen seine Erkennung möglich. Aber sie wollen dieses Kriterium lediglich bei einem gewissen, allen Tierformen gemeinsamen Stadium in Anwendung gebracht sehen, und als solches gilt ihnen die „Gastrula“, ein zweischichtiger Sack, entstanden durch Faltung der einschichtigen Keimblase, der Blastula. Ektoderm und Entoderm „sind die beiden primären durch Einstülpung der Blastula entstandenen Keimblätter“¹⁾, und zwar ist das Ektoderm die äußere Schicht, das Entoderm die innere Schicht. Indem zwischen diese beiden primären Keimschichten eine dritte zu liegen kommt, sei es durch nochmalige Faltung eines der vorhandenen Blätter oder durch Einwanderung einzelner Zellen, entsteht das mittlere Keimblatt, das Mesoderm. Alle drei kennzeichnen sich alsdann durch ihre Lage: Je nachdem eine Schicht den Organismus an der äußeren oder der inneren Fläche begrenzt, oder zwischen diesen beiden Begrenzungsflächen gelegen ist, haben wir sie als Ektoderm oder als Entoderm oder als Mesoderm aufzufassen. Es sind also hier ganz dieselben Kriterien maßgebend, welche von den Autoren der ersten Gruppe betont wurden, nur dass der Maßstab nicht überall, sondern bloß bei einem bestimmten Entwicklungsstadium in Anwendung kommt. Dieses Stadium ist dasjenige, auf dem zuerst eine morphologische Unterscheidung von Embryonalblättern möglich wird. Die Keimblätter werden daher nach der Lage beurteilt, welche sie zur Zeit ihrer ersten Entstehung gegen einander einnehmen.

1) O. und R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschrift, Bd. XV (1882), S. 122.

Als gleich gelagerte Schichten sind die Keimblätter homolog, und von ihrer Homologie ist auch die Homologie der definitiven Organe in erster Linie abhängig. Eine „wahre“ Homologie zweier Organe besteht nur dann, wenn diese Organe sich aus gleichen Keimblättern entwickelt haben.

Sind die Keimblätter einmal durch ihre gegenseitigen Lagebeziehungen kenntlich geworden, so ist ihr Charakter für immer festgestellt. Es ist gleichgiltig, welche Veränderungen der Organismus während der weiteren Entwicklung erfährt, gleichgiltig auch, welche Organe aus den verschiedenen Keimschichten hervorgehen. Das innere Blatt der Gastrula bleibt Entoderm, das äußere Ektoderm, das mittlere Mesoderm.

Diese Forscher können also durchaus nicht wissen, wie sie die Schichten des ausgebildeten Tieres beurteilen sollen, wenn ihnen nicht die Entwicklung des Tieres bekannt ist. Denn weder die definitive Lage noch die physiologische Qualität eines Gewebes ist für dessen Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Keimblatte maßgebend. Wenn gleichwohl ohne Kenntnis der speziellen Entwicklungsgeschichte von bestimmten Keimblättern eines Tieres gesprochen wird, so kann das lediglich auf vergleichend-anatomischen Gründen beruhen. Es ist eine Annahme, die mehr oder minder wahrscheinlich, aber keineswegs sicher ist. Aus der Thatsache, dass ein Organ bei dem einen Tiere nachweislich ektodermal ist, schließt man, dass das entsprechende Organ auch bei einem anderen Tiere von unbekannter Entwicklung ektodermal sein werde. Man setzt voraus, dass die anscheinend homologen Organe auch aus homologen Keimschichten sich entwickelt haben. Aber da die Homologie der definitiven Organe ihrerseits wieder von der Homologie der Keimschichten abhängig gedacht wird, so ist bei den mannigfaltigen Wandlungen, welche zur Bildung eines Organs geführt haben können, und bei den vielfachen Differenzen, welche in dieser Beziehung auch bei nahe verwandten Tierformen herrschen, eben die Homologie der definitiven Organe zweifelhaft. Man hat sich deshalb sogar für berechtigt gehalten, die Hauptschichten des ausgebildeten Tieres mit anderen Namen zu benennen als die des jugendlichen Individuums. Als ob die Keimblätter lediglich einen provisorischen Wert hätten und nicht vielmehr durch Faltung und Differenzierung gerade die definitive Form selbst bildeten; oder als ob das Keimblatt in seinen Derivaten gleichsam verloren ginge und somit etwas anderes wäre als die Gesamtheit seiner einzelnen Teile.

Jene Forscher können also z. B. nicht wissen, ob der Darm einer zusammengesetzten Ascidie das Entoderm dieser Form repräsentiere. Er kann auch das Ektoderm oder das Mesoderm sein. „Die Definition des Entoderms ist ja nicht ‚Alles was Darm bildet‘, sondern ‚das embryonale innere Blatt, das bei der Gastrulation des Eies ent-

steht“¹⁾. Zeigt es sich nun, dass der Darm des ältesten Individuums einer Ascidienkolonie allerdings aus der inneren Gastrulaschicht hervorgeht, dass aber der der jüngeren Individuen, welche durch Knospung gebildet werden, aus Derivaten der äußeren Schicht seinen Ursprung nimmt, so ist jener als Entoderm, dieser als Ektoderm anzusprechen. Und da alle „wahre“ Homologie auf der Homologie der Keimblätter beruhen soll, so sind in diesem Falle die gleichen Organe absolut gleich gestalteter Individuen keineswegs als echte Homologa zu erkennen.

Jene Forscher können ferner nicht wissen, ob das innere Blatt der Leibeswand eines Bryozoons ein Entoderm oder ein Mesoderm sei. Lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass es aus der inneren Schicht einer Gastrula seinen Ursprung nimmt, so ist es ein Entoderm, ein Entoderm, welches Muskeln und Geschlechtsprodukte erzeugt und die Funktion eines Leibeshöhlenepithels ausübt. Lehrt sie dagegen, dass das Entoderm anderswo seine Stelle findet, so ist das fragliche Blatt ohne Zweifel ein Mesoderm, und der Hohlraum, den es umschließt, vielleicht eine Leibeshöhle; obwohl diese „Leibeshöhle“ möglichenfalls auch nur „eine ausgedehnte Genitaldrüse“ sein könnte²⁾. Jene Forscher können noch weniger wissen, ob das innere Knospenblatt einer ektoprokten Bryozoe, aus dem sich einerseits das Darmdrüsenepithel, andererseits das Nervensystem und endlich die äußere Schicht der Leibeswand bildet, ein Ektoderm oder ein Entoderm sei. Fassen sie die Einstülpung, durch die in dem zweischichtigen Embryo die erste Knospe entsteht, als die eigentliche Gastrulation des Tieres auf, so ist das innere Blatt der Knospe das richtige Entoderm. Da aber aus dem nämlichen Blatte nicht nur die resorbierende Darmschicht, sondern auch das Nervensystem und das äußere Epithel der Leibeswand hervorgehen, so sind auch diese alsdann entodermal. Zeigt es sich aber, dass die eigentliche Gastrulation lange vor der Entstehung der ersten Knospe abläuft und dass die innere Schicht der Gastrula schon auf einem frühen Embryonalstadium gänzlich zu Grunde geht, dann hat das Tier überhaupt kein Entoderm; dann ist die Knospenbildung lediglich als eine Einstülpung des Ektoderms aufzufassen, die für die Beurteilung der Keimblätter ohne Bedeutung ist; dann ist der Bryozoendarm nichts als ein der Verdauung angepasstes Ektoderm, und wir begrüßen in dem Bryozoon einen Organismus, der zwar alle wesentlichen Funktionen der verwandten Tierformen ausübt, aber doch nur einem Teile derselben, nämlich dem äußeren Blatte der Gastrula zu vergleichen wäre. Denn da das Mesoderm der Bryozoen, wenigstens der Süßwasserbryozoen,

1) Johan Hjort, Ueber den Entwicklungscycloß der zusammengesetzten Ascidien. Mitteil. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. X (1893), S. 615.

2) O. u. R. Hertwig a. a. O. S. 26.

erst nach Rückbildung des primären Entoderms auftritt, so würde es ebenfalls aus dem äußeren Blatte der Gastrula, also dem primären Ektoderm seinen Ursprung nehmen.

Eine dritte Auffassung endlich geht dahin, dass morphologische Kriterien für die Beurteilung der Keimblätter überhaupt nur von untergeordnetem Werte sind. Der Begriff Keimblatt ist gar kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff. Keimblätter sind Organbildner. Das Keimblatt besteht, ehe es durch einen Faltungsprozess, oder wie immer, morphologisch erkennbar geworden ist, es besteht unabhängig von allen morphologischen Vorgängen. Eine Schicht ist nicht deshalb Entoderm, weil sie das innere Blatt einer Gastrula ist, sondern sie ist Entoderm, weil sie den Darm bildet, weil sie die physiologischen Charaktere des Darmblattes entweder bereits besitzt oder doch im Laufe der ferneren Entwicklung annimmt. Wie und wann diese Schicht die Darmbildung vermittelt, ob sie durch Einstülpung oder durch Delamination oder durch bloße Zellwucherung die verdauende Höhle begründet, ob sie früher oder später, vor oder nach der Mesodermbildung morphologisch erkennbar wird, das ist für die Frage nach der Natur des Keimblattes ganz gleichgiltig. Maßgebend ist nur die organbildende Potenz, die Funktion der Zellschicht. Die Keimblätter sind nur gleich disponierte Schichten, sie sind analog. Ob sie auch homolog sind, das ist eine Frage; nach Belieben kann es ein Dogma sein.

Nach dieser Auffassung ist es also zwar für die vergleichende Morphologie, nicht aber für die Beurteilung der Keimblätter von Wichtigkeit, ob sich der Darm einer durch Knospung entstandenen Ascidie oder der eines Bryozoons auf das innere Blatt der ursprünglichen Gastrula zurückführen lässt oder nicht. Mag immer, wie bei der Ascidie, das äußere Blatt der Gastrula diesen Darm bilden, oder mag, wie bei den Bryozoen, das innere Blatt einer völligen Rückbildung anheimfallen, so ist doch in beiden Fällen die darmbildende Schicht eben deshalb ein Entoderm, weil sie den Darm bildet. Und die Einstülpung oder Einfaltung, welche zum Zwecke der Darmbildung in der Knospe auftritt, ist eben deshalb eine Gastrulation, weil sie zur Darmbildung hinführt und folglich innerhalb der für das betreffende Individuum bestimmten Zellmasse die entodermale Schicht zur morphologischen Sonderung bringt. Aus demselben Grunde kann das innere Blatt der Bryozoenknospe, obwohl es aus dem äußeren Blatte der primären Gastrula hervorgeht, nicht schlechthin als Ektoderm gelten, denn dieses Blatt bildet den Darm, also das Entoderm der Individuen. Es kann andererseits aber auch nicht ausschließlich als Entoderm gelten, denn das nämliche Blatt bildet das Nervensystem und die äußere Haut, also das definitive Ektoderm. Es ist keines von beidem, weil es beides zusammen ist. Seine Zellen sind indifferenter Natur, wie es die Zellen der Blastula sind, mit dem einzigen Unterschiede, dass

hier, bei den Bryozoen, bereits ein mesodermales Blatt als besondere Zellschicht zur Entwicklung gelangt und somit nach dieser Seite hin die Indifferenz eingeschränkt ist. Aber in Bezug auf das spezifische Ekto- und Entoderm, oder nach Allen Thomson den Epi- und Hypoblast¹⁾, sind die Zellen indifferent geblieben, d. h. sie besitzen gleicherweise die Fähigkeit, sich in der einen wie in der anderen Richtung zu entwickeln. Dass das primäre Entoderm zu Grunde gegangen ist, hat lediglich die Folge, dass wir nunmehr die wirkliche Darmbildung als eine sekundäre Gastrulation zu deuten haben, wie denn bereits Prouho bei den marinen Ektoprokten ein sekundäres Entoderm von dem primären unterschieden hat²⁾.

Dies dürfte hinreichen, um die drei Standpunkte, die bei der Deutung der Keimblätter eingenommen werden können, in ihrem Wesen zu kennzeichnen. Nach der ersten und zweiten Ansicht sind die Keimblätter lediglich morphologisch charakterisierte Gebilde, Schichten des Organismus, die eine bestimmte Lage haben. Die Funktion dieser Schichten ist völlig gleichgültig. Während es aber nach der ersten Auffassung genügt, die Lage der Schicht zu konstatieren, ohne Rücksicht auf den Entwicklungszustand des Tieres, so dass die Keimblätter folglich nur einen topographischen Wert besitzen, kommt es nach der zweiten Auffassung darauf an, das Lageverhältnis der Schichten zu einer gewissen Zeit und in einer bestimmten Entwicklungsperiode festzustellen. Die Zeit, wo die Schichtenbildung im Körper beginnt, ist

1) A. Thomson (Brit. Ass., Plymouth, President's Address, 1877) bezeichnet die beiden primären Keimblätter vor dem Ausscheiden des Mesoderms als Ekto- und Entoderm, nach Sonderung des Mesoderms aber als Epi- und Hypoblast. Später haben die Brüder Hertwig (Die Aktinien, Jen. Zeitschr., Bd. XIV (1880), S. 58 ff.) diese Terminologie ungefähr umgekehrt, indem sie die Blätter der Gastrula als Ekto- und Entoblast, die äußere und innere Grenzschicht des ausgebildeten Körpers aber als Ekto- und Entoderm bezeichneten. Damit ist die Verwendbarkeit der Ausdrücke in dem einen wie in dem anderen Sinne in Frage gestellt, weil jetzt Niemand mehr weiß, nach welchem Rezept sie zu brauchen sind. Ekto- und Epiblast sind trotz der verschiedenen Bedeutung, welche sie haben sollen, als Worte nicht nur ähnlich, sondern auch synonym, und Ektoderm vollends würde ohne jedesmalige Erläuterung überhaupt nicht zu verstehen sein. Zum Glück hat sich das Wort ziemlich allgemein in seiner ursprünglichen Bedeutung erhalten.

2) H. Prouho, Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Arch. de Zool. exp. et gén., T. XX (1892), p. 562 und öfter.

Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, dass ich neuerdings auch bei den Phylactolämen ein primäres, der Rückbildung unterliegendes Entoderm habe nachweisen können. Die Rückbildung ist längst beendet, wenn die Anlage des Mesoderms, des inneren Blattes der zweischichtigen Larvenblase, ihren Anfang nimmt. — Bezüglich der Knospenentwicklung, auf deren Detail ich im Texte nicht eingehen wollte, verweise ich auf meine „Untersuchungen über die Bryozoen des kalten Wassers“, Biblioth. Zool., Heft 6, Kassel 1890.

maßgebend für die Natur der Keimblätter. Die Keimblätter sind daher homolog, sie sind die gleich gelagerten Primärschichten des Körpers. Diese zweite Auffassung beruht also wesentlich auf Vergleichung, aber doch wiederum nur auf vergleichender Morphologie. Die Keimblätter sind ihr das Mittel, wodurch alle Tierformen mit Ausnahme der Protozoen auf einen einheitlichen Bauplan zurückgeführt und auf eine bestimmte Grundform bezogen werden. Den beiden morphologischen Richtungen steht als dritte die physiologische gegenüber. Sie hält die Funktion der Zellschicht für das, was ihren Charakter als Keimblatt bestimmt, die Form und Lage der Schicht hält sie für etwas Nebensächliches und Sekundäres. Die Keimblätter sind Organkeime, sie umfassen diejenigen Organe und Organgruppen, welche durch primäre Differenzierung aus der Eizelle hervorgehen. Sie sind der Ausdruck der ersten Arbeitsteilung im Organismus.

Es soll nun versucht werden, diese verschiedenen Auffassungen kritisch zu würdigen und gegen einander abzuwägen.

Was die topographische Deutung der Keimblätter betrifft, so verzichtet dieselbe freiwillig darauf, den Keimblättern einen höheren und allgemeinen Wert beizulegen. Sie behauptet nur, dass die Keimblätter Schichten von relativ gleicher Lage sind, aber weder, dass diese Schichten sich aus homologen Anfängen entwickelt haben, noch dass sie in ihrer Funktion übereinstimmen. Eine Homologie der Keimblätter ist daher nur so weit erforderlich, als gleiche Entwicklungsstadien in Frage kommen. Ueber verschiedene Entwicklungsstufen erstreckt sich die Homologie nicht. Ein Tier, welches, wie die Embryonen der Bandwürmer und Distomeen, seine äußerste Schicht, also das Ektoderm, abwirft, hat im nächsten Moment wieder ein Ektoderm, weil es eine äußerste Schicht hat. Aber dieses Ektoderm ist dem des früheren Stadiums offenbar nicht gleich, es entspricht vielmehr einem Teil jener Schicht, die zuvor Entoderm oder Mesoderm war; so dass die Keimblätter nicht einmal für das nämliche Individuum einen einheitlichen Wert besitzen. Sie sind keine Durchgangsbildungen, weder in ontogenetischer noch in phylogenetischer Hinsicht. Entwicklungsgeschichtlich ist gegen eine solche Auffassung kaum etwas einzuwenden, da sie sich in dieser Beziehung vollkommen indifferent verhält. Eben deshalb scheidet sie aber auch aus der Reihe derjenigen aus, welche in den Keimblättern mehr als bloß ephemere Bildungen sehen und der Keimblattlehre eine grundlegende Bedeutung gerade für die Entwicklungsgeschichte beimessen wollen. Eine eigentliche „Theorie der Keimblätter“ ist hier überhaupt nicht gegeben, einer solchen begegnen wir erst, wenn wir uns den beiden anderen Auffassungen zuwenden.

Was diese, die vergleichend-embryologische und die physiologische Auffassung anbelangt, so ist meines Wissens der tiefgreifende Gegensatz derselben noch nie prinzipiell betont worden. Häckel, der die

morphologische Richtung zur Herrschaft gebracht hat, scheint sich am allerwenigsten dieses Gegensatzes bewusst geworden zu sein. Für ihn sind die Ausdrücke Exoderm, Hautblatt, äußeres primäres Keimblatt, sowie Entoderm, Darmblatt, inneres primäres Keimblatt, gleichbedeutend. Erst die Brüder Hertwig haben die Begriffe schärfer zu präzisieren gesucht und sich bemüht, das physiologische Element nach Möglichkeit zu beseitigen. Sie gebrauchen die Worte Ektoblast, Entoblast und Mesoblast „nur für Blätter embryonaler Zellen, die sich noch nicht in Gewebe und Organe umgewandelt haben, und drücken in den drei Worten nur das Lageverhältnis dieser drei Blätter zu einander aus“¹⁾. Wir werden sehen, ob eine Durchführung dieses Grundsatzes möglich ist. Thatsächlich hat man immer wieder das physiologische Element nebenbei berücksichtigt und ist so stillschweigend zu der Hückel'schen Doppeldefinition zurückgekehrt; ein Umstand, der in strittigen Fällen die Diskussion über den Wert einer Keimschicht zu dem undankbarsten Geschäft macht, das es nur geben kann.

Denn die morphologische und die physiologische Deutung der Keimblätter führen bei konsequenter Verfolgung nicht nur notwendig zu verschiedenen Resultaten, sondern sie beruhen sogar auf einer verschiedenen Auffassung der Entwicklungsvorgänge überhaupt. Der Morpholog hält die Lage der Keimschicht für das Maßgebende. In der Lage sieht er die Ursache aller weiteren Differenzierung. Weil gewisse Zellen der Blastula durch Einstülpung nach innen verlegt werden, entwickeln sie sich unter dem Einfluss der neuen Existenzbedingungen zu Darmzellen, passen sie sich der Nahrungsaufnahme an. Das Keimblatt wird daher durch seine Lage nicht bloß kenntlich gemacht, sondern es wird thatsächlich neu gebildet, die Lage ist das *primum movens* der Organbildung. „Nach Ablauf des Furchungsprozesses ist nur ein Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus ihm entstehen die übrigen Keimblätter durch den Prozess der Ein- und Ausstülpung“²⁾. — Nicht so der Physiolog. Für ihn sind in der einschichtigen Keimblase alle drei Keimblätter bereits gegeben, sie sind nur nicht morphologisch gesondert. Diese Sonderung ist nur die Folge der in der Keimblase wirksamen organbildenden Kräfte. Weil gewisse Zellen von vorn herein zur Nahrungsaufnahme qualifiziert sind, weil sie schon wegen der stärkeren Belastung mit Nahrungsdotter eine verdauende und ernährende Funktion in dem jugendlichen Organismus ausüben, stülpen sie sich ein und bilden den Darm. Sie werden nach innen verlegt, d. h. von anderen Zellen umwachsen, weil sie eben wegen ihrer Belastung mit passivem Dotter minder geschickt sind, sich zu teilen und zu vermehren. Die Ver-

1) Die Aktinien. Jen. Zeitschr., Bd. XIV (1880), S. 63.

2) O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, III. A. Jena 1890, S. 130.

arbeitung des Dotters nimmt die Kraft der Zelle in Anspruch. Dieses Geschäft hindert sie, sich so rasch zu teilen, wie es die anderen Zellen thun, denen die Nahrung in verarbeiteter Form zugeführt wird. Die morphologischen Vorgänge sind also nur der Ausdruck der beginnenden Differenzierung der Furchungszellen, die ganze sichtbare Entwicklung ist nur die Erscheinungsform der inneren Anlagen des Organismus, ihrer allmählichen Sonderung, ihrer ungleichen Verteilung auf die Gewebe und der dadurch alterierten Wachstumsenergien der Zellen. Sie ist nicht die Ursache, sondern die Folge der Differenzierung.

Im Grunde ist es der alte Gegensatz zwischen epigenetischer und evolutionistischer Auffassung der Entwicklungsvorgänge, der sich in diesen beiden Ansichten über die Keimblätter ausspricht. Ob und wie weit etwa die eine oder die andere derselben schon jetzt sich beweisen ließe, ist hier nicht der Ort zu prüfen. Ich will nur zu zeigen versuchen, dass die rein morphologische Deutung der Keimblätter in konsequenter Weise weder durchgeführt werden kann, noch jemals durchgeführt worden ist; dass sie sich wider Willen stets von der Physiologie Rat holen müssen; dass nur die physiologische Auffassung eine konsequente Durchführung möglich macht, wie sie denn auch historisch betrachtet die ursprüngliche und legitime ist.

Alle Morphologen, soweit sie nicht der topographischen Richtung angehören, stimmen darin überein, dass die primären Keimblätter mit der äußeren und inneren Schicht der „Gastrula“ zusammenfallen. „Aus der Homologie der Gastrula bei allen Tierstämmen“ folgt nach H ä c k e l¹⁾ „mit Notwendigkeit . . . die Homologie der beiden primären Keimblätter“. Nach den Brüdern Hertwig²⁾ sind Ektoblast und Entoblast „die beiden primären durch Einstülpung der Blastula entstandenen Keimblätter; sie sind auf eine einfache Stammform, die Gasträa, zurückführbar und begrenzen den Organismus nach außen und nach dem Urdarm zu“; sie sind „unter einander vergleichbar und homolog, weil . . . die verschiedenen Gastrulaformen einander homolog sind“.

Es stehe also fest, dass die Keimblätter homolog sind, und dass sie in letzter Instanz durch die innere und äußere Schicht der durch Einstülpung gebildeten Gastrula repräsentiert werden.

Es handelt sich nun um die Definition der Gastrula. Kann dieser Begriff rein morphologisch präzisiert werden, derart, dass man gegebenenfalls eine Gastrula nach der bloßen Form zu erkennen vermag, so werden zweifellos auch die Keimblätter als morphologisch charakterisierte Gebilde zu gelten haben. Wenn nicht, dann ist der morphologischen Deutung der Boden entzogen.

Als H ä c k e l seine Gasträa-Theorie proklamierte, konnte er an die Einförmigkeit der Gastrula wenigstens glauben. Die gegenteiligen

1) Studien zur Gasträa-Theorie. Jena 1877. S. 20 fg.

2) Cölomtheorie, S. 122 u. 121.

Angaben, welche schon damals vorlagen, konnten bei hinlänglichen Vertrauen in die eigene Auffassung für unzuverlässig gehalten werden. Seitdem aber ist die Embryologie rastlos vorgeschritten. Wir blicken auf eine große Anzahl genau bekannter Entwicklungsreihen. Wo ist nun die Gastrula? Wo ist jener durch Einstülpung entstandene Sack, der in gleicher Form und Zusammensetzung überall wiederkehrt? Ist er nicht längst zu einer bloßen Vorstellung geworden? Ist nicht die Gastrula längst zu einer Idee verflüchtigt?

Man erwidert vielleicht, dass die typische Form der Gastrula immerhin weit verbreitet sei; dass sie in den verschiedensten Tierkreisen ihre Vertreter finde; dass sie, obwohl verhüllt, doch auch z. B. bei der Epibolie morphologisch gegeben sei. Das alles ist unbestritten. Diese Fälle mögen als völlig klar gelten. Indessen es kommt darauf an, ob in den anderen Fällen, welche nicht so klar sind, da, wo von keiner Blase, von keiner Einstülpung die Rede ist, die Gastrula dennoch auf Grund rein morphologischer Merkmale erkannt werden kann.

Es ist gewiss auffällig, dass gerade in den Tierkreisen, die der Gastrula am nächsten stehen, die Invagination, also die typische Form der Gastrulabildung, am allerseltensten ist. Bei den Cölenteraten ist sie eine entschiedene Ausnahme, bei den Hydroiden, den Gasträaden κατ' ἐξοχήν, fehlt sie ganz. Ja die *Hydra*, die „den einfachen Körperbau unserer uralten Stamm-Mutter Gasträa bis auf den heutigen Tag durch zähe Vererbung getreu konserviert“ hat¹⁾, und die für Hückel ohne Zweifel noch mehr als der „Lanzelot“ ein Gegenstand der „andächtigsten Verehrung“ ist (diese neue Ehrwürdigkeit ist umgekehrt proportional der Entwicklungshöhe), sie zeigt niemals eine Gastrulation durch Einstülpung, sondern sie bildet ihr Entoderm durch Delamination, durch allseitige Wucherung der Blastulazellen²⁾. So entsteht eine mehrschichtige, ringsum geschlossene Blase mit einem äußeren Ektoderm und einem inneren Entoderm. Wie erkennen wir nun aus dem gegenwärtigen morphologischen Zustande, dass diese Blase den Wert einer Gastrula hat? dass ihre Schichten thatsächlich das Ektoderm und das Entoderm repräsentieren? Es hat keine Einfaltung der Blastulawand stattgefunden, dieses Kriterium trifft hier nicht zu. Auch kann die innere Schicht nicht deshalb entodermal sein, weil sie innen liegt. Es gibt zweischichtige Keime von Blasenform, deren inneres Blatt weit entfernt ist, ein Entoderm zu sein. Oder ist der formell gleichbeschaffene Zustand der Süßwasserbryozoen auch eine Gastrula? Anhänger der morphologischen Richtung halten ihn nicht dafür, sie deuten sein inneres Blatt vielmehr als das Mesoderm. Warum nicht ebenso auch bei *Hydra*, warum ist es hier gerade das Entoderm?

1) Hückel, Anthropogenie, 4. Aufl., Leipzig 1891, S. 176.

2) A. Brauer, Ueber die Entwicklung von *Hydra*. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 52 (1891), S. 187 ff.

Etwa wegen der Zeit der Entstehung? Auch das trifft nicht zu. Bei zahlreichen Echinodermen, den Nemertinen, bei manchen Krebsen und Muscheln sind es keineswegs Entodermzellen, welche zuerst in die Furchungshöhle gelangen. Es ist das Mesoderm, was sich zuerst anlegt und als zweite Schicht unter der Keimblasenwand zu liegen kommt. Die Zeit des Auftretens ist also ebensowenig wie die bloße Lage für die Natur des Keimblattes maßgebend, in dieser Beziehung hat man es nie gewagt, konsequent zu sein. Was kann aber sonst das Maßgebende sein? Was ist das Entscheidende, das uns den Wert der beiden Blätter des *Hydra*-Keimes ermessen lässt? Ich denke, es ist die Funktion derselben, welche den Ausschlag gibt. Von der Rolle, welche die Schichten im Haushalte des Individuums spielen, von den Organen, welche aus ihnen hervorgehen, hängt es ab, welchem Keimblatte sie angehören. Wir sehen, dass an der zweischichtigen Blase eine Oeffnung durchbricht, welche zur Ein- und Ausfuhr der Nahrung dient. Wir sehen, dass die innere Schicht den Darm, die äußere die Haut des definitiven Tieres bildet. Und weil uns das Darmblatt als Entoderm, das Hautblatt als Ektoderm gilt, deshalb erkennen wir schon in der zweischichtigen Hohlkugel die Gastrula. Das ist eine Erkenntnis, die nicht auf morphologischer, sondern auf physiologischer Basis ruht.

Man kann nicht einwenden, es sei selbstverständlich, dass die zweischichtige Anlage eines Cölenteraten aus den beiden primären Keimblättern bestehe, da ein richtiges Mesoderm hier garnicht in Frage komme. Ein solcher Einwand würde eine Verwechslung von Ursache und Wirkung sein. Dass man die beiden Schichten des Cölenteratenkörpers den primären Blättern des Wirbeltierkeimes vergleichen darf, das hat sich ja erst aus der Keimblattlehre ergeben, es hat eine bestimmte Deutung der Keimschichten zur Voraussetzung. Und eben diese Deutung ist auf Grund der Erkenntnis der physiologischen Gleichwertigkeit der Keimschichten gewonnen worden¹⁾. Andererseits ist man gerade aus morphologischen Rücksichten und gerade bei *Hydra* dazu gelangt, die Giltigkeit jener Parallele in Zweifel zu ziehen. Bekanntlich hat Kleinenberg in seinem Buch über *Hydra* (Leipz. 1872) behauptet, dass die äußere der beiden primären Zellschichten des *Hydra*-Keimes ganz in die Keimschale verwandelt werde und dass folglich der definitive Organismus allein von der inneren Schicht gebildet werde. Er vergleicht nun die Keimschale dem Hornblatte der Wirbeltiere und das definitive Ektoderm dem Nervenblatte derselben, sieht also weder das primäre noch das definitive Ektoderm der *Hydra* als Aequivalent des äußeren Keimblattes der Wirbeltiere an. Es hätte wenig gefehlt, und das definitive Ektoderm von *Hydra* wäre der Muskelschicht, also

1) Siehe die unten zitierte Schrift von Huxley.

dem Mesoderm der Wirbeltiere verglichen worden, denn nur gewaltsam war aus der primären Innenschicht, dem Entoderm des *Hydra*-Keimes, das ektodermale Nervenblatt herzuleiten.

Die häufigste Form der Entodermbildung ist bei den Cölenteraten die durch polare Einwucherung, wobei also ebenfalls keine Einstülpung stattfindet. Eine rege Vermehrung der am vegetativen Pole gelegenen Blastulazellen führt zur Bildung einer kompakten Zellmasse, die in die Furchungshöhle eindringt und das Entoderm des Cölenteraten darstellt. Eine solche „Gastrula“ ist in Fig. 1 wiedergegeben. Woraus folgt es, dass dies in der That eine Gastrula ist? Folgt es aus dem morphologischen Charakter derselben? In Fig. 2 ist ein ähnlicher Zu-

Fig. 1.

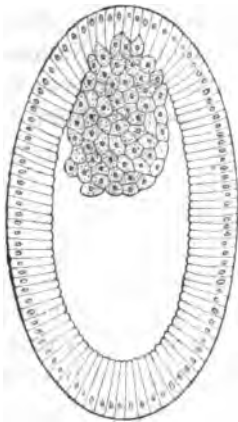


Fig. 2.

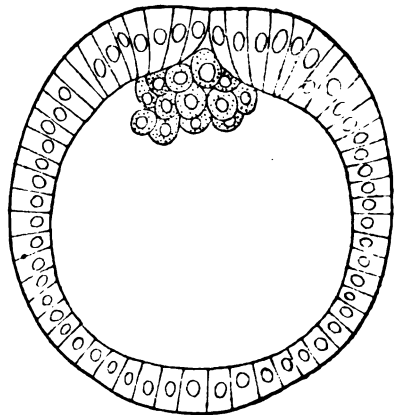


Fig. 1. *Cytia viridicans* Metsch., eine Larve im optischen Längsschnitt; Entodermbildung; Vergr. 230. Nach Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen, Wien 1886, Taf. II, Fig. 24.

Fig. 2. *Strongylocentrus lividus* Lam., medianer Längsschnitt durch eine Larve; Mesenchymbildung. Nach Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft 2, Wiesbaden 1883, Fig. 27. Vergl. auch Korschelt, Zur Bildung des mittleren Keimblatts bei den Echinodermen. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. III (1889), Taf. XXXI.

stand aus der Entwicklung eines Echinodermen anschaulich gemacht. Auch da ist durch Wucherung der am vegetativen Pole gelegenen Blastulazellen ein Zellpfropf gebildet worden, der in die Furchungshöhle vordringt. Dennoch ist dies keine Gastrulation, keine Entodermbildung, sondern das innere Blatt ist die Anlage des Mesenchyms. Ist das aus morphologischen Gründen ersichtlich? Zeit und Ort der Entstehung sowie das relative Lageverhältnis der inneren Zellen sind in beiden Fällen die gleichen. In Bezug auf den morphologischen Zustand herrscht keinerlei Unterschied. So bleibt nichts Anderes übrig, als zu

fragen, was im Lauf der Entwicklung aus diesen Zellschichten hervorgeht, d. h. welche Funktion die letzteren haben. Dies allein gibt den Ausschlag, dies allein lässt erkennen, zu welchem Keimblatte wir die Zellschicht zu rechnen haben. Weil das innere Blatt des Cölenteraten den Darm bildet, ist es ein Entoderm und deshalb fassen wir seine Anlage als Gastrulation auf. Weil aus dem inneren Blatte des Seeigels die Zellen der Leibeshöhle hervorgehen, deshalb gilt dieses innere Blatt nicht als Entoderm, sondern trotz ursprünglich gleicher Lage als Mesoderm.

So wenig wie bei der Entodermbildung durch Delamination und polare Einwucherung, ebenso wenig ist die Gastrula morphologisch erkennbar, wenn das Entoderm durch direkte Differenzierung an Ort und Stelle gebildet wird. Dies ist der Fall bei den Süßwasserturbellarien, ferner bei Distomeen und Cestoden, und vielleicht, wenn auch in modifizierter Form, bei Phalangiden und Myriopoden. Auch die merkwürdige Entwicklung der Hydroidkorallen gehört hierher¹⁾. Bei den Turbellarien [*Dendrocoelum lacteum*²⁾] tritt innerhalb eines Haufens von 70—80 gleichartigen Furchungszellen eine Differenzierung zunächst in der Weise ein, dass die oberflächlich gelegenen Zellen sich in Form einer besonderen Schicht von der übrigen Zellmasse abgrenzen. Sodann treten inmitten des Zellenhaufens einige Zellen zu einer Gruppe zusammen, welche an die Peripherie rückt und sich dasselbst eng an die äußere Schicht anlegt. Nachdem in der Zellgruppe ein Hohlraum entstanden ist, erfolgt an ihrer Berührungsstelle mit der äußeren Schicht ein Durchbruch und in der Umgebung dieser Oeffnung verschmelzen die Zellen der inneren Gruppe dauernd mit denen der äußeren Schicht. Die Zellgruppe ragt nun als ein kleiner an der Peripherie mündender Sack in das Innere hinein, am Ende direkt in die Masse der indifferenten Embryonalzellen übergehend. Durch Schluckbewegungen, die dieser Sack ausführt, nimmt er die im Umkreise des Embryo befindlichen Dotterzellen in sich auf und presst sie nach hinten bis in die embryonale Zellmasse hinein, die, auseinanderweichend, eine mächtige, ganz mit Dotter erfüllte Höhle bildet. Rings um den Dotter differenzieren sich unterdessen die Zellen der inneren Masse zu einem Epithel, welches eine embryonale Verdauung einleitet und die Ueberführung der Dottersubstanz in die Gewebe des Wurmkörpers vermittelt. So haben wir nun an dem Keim eine äußere Schicht zu unterscheiden von einer inneren, die ihrerseits aus einem kurzen Eingangsrohre (dem zuerst gebildeten Säckchen) und einer geräumigen Dotter-

1) S. J. Hickson, The early Stages in the Development of *Distichopora violacea*. Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 35 (1894), S. 129 ff.

2) Hier, wie in anderen Fällen, wo keine besonderen Litteraturangaben gemacht sind, gibt die vergleichende Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider darüber Auskunft.

höhle besteht. Zwischen beiden Schichten liegen als mittlere Schicht die indifferenten Embryonalzellen.

Wie sind diese Schichten vom morphologischen Standpunkte aus zu beurteilen? Alles, was über die Entstehung der Keimblätter gelehrt wird, passt hier wie die Faust aufs Auge. „Die primären Keimblätter sind Schichten epithelial angeordneter embryonaler Zellen, welche durch Einfaltung aus der Keimblase entstanden sind“¹⁾. Hier sahen wir keine Keimblase, keine Einfaltung der Keimblase, keine epithelialen Schichten, die durch Einfaltung der Keimblase entstanden wären. „Die primären Keimblätter gehen in ihrer Genese dem mittleren Keimblatt voraus“. Was hier der Lage nach als mittleres Keimblatt erscheint, ist gerade das, was vor aller Differenzierung und Schichtenbildung bereits vorhanden war und den ursprünglichen Zustand bewahrt hat. „Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms bei“²⁾. Von solchen Zellen ist hier keine Rede, da nicht die Embryonalzellen aus dem epithelialen Verbande, sondern der epitheliale Verband aus der embryonalen Zellmasse ausscheidet.

Die Entstehungsweise gibt keine Auskunft, so bleibt nur die definitive Lage als morphologisches Kriterium übrig. Demnach würde die äußere Schicht das Ektoderm, die innere Schicht das Entoderm, die mittlere Schicht das Mesoderm repräsentieren. In der That ist dies die gewöhnliche Deutung.

Nun aber zeigt es sich, dass sowohl das Ektoderm wie auch das Entoderm gänzlich zu Grunde gehen. Nur das mittlere Blatt, das vermeintliche Mesoderm, bleibt erhalten. Seine Grenzzellen differenzieren sich abermals zu einer äußeren und einer inneren Schicht, letztere wiederum aus einer kurzen Schlundpforte, dem definitiven Pharynx, und einer geräumigen Darmhöhle bestehend. Der definitive Wurm ist demzufolge ein rein mesodermales Gebilde, nur dem Gefäßblatte eines Wirbeltieres vergleichbar. Seine Hauptschichten sind sekundäre Differenzierungen des mittleren Keimblattes, Bildungen, welche den primären Keimblättern zwar ähnlich sehen, sie aber keineswegs wirklich sind.

So führt die morphologische Auffassung zu einer Kette von Unmöglichkeiten, der man nur durch eine gleich lange Kette von Inkonsequenzen zu begegnen vermag. Denn eine Inkonsequenz ist es allerdings, wenn man in einem Falle von Keimblättern spricht, wo keine der schulmäßigen Definitionen ein Keimblatt erkennen lässt.

1) O. u. R. Hertwig, Die Cöломtheorie, a. a. O. S. 119.

2) Ebenda S. 122.

Eine noch größere Inkonsequenz, wenn man den Organismus nach dem Verlust seiner primären Keimblätter abermals die primären Keimblätter, und zwar aus dem sekundären Keimblatte, entwickeln lässt.

Allen diesen Seltsamkeiten entgeht man, wenn man lediglich die Funktion dem Urteil über das Keimblatt zu Grunde legt. In einer Gruppe von indifferenten Furchungszellen, deren jede dem Ei qualitativ gleich ist, differenzieren sich die an der Oberfläche gelegenen Zellen zur äußeren Haut, dem Ektoderm. Von den übrigen Zellen bilden einige einen kurzen Schlauch, der mit dem Ektoderm in Verbindung tritt und dessen Hohlraum nach außen durchbricht. Durch seine Vermittelung gelangen die Dotterzellen in das Innere der embryonalen Zellmasse, die sich im Umkreise des Dotters zu einem Epithel differenziert. Dieses Epithel bewirkt die Verdauung des Dotters, es stellt uns das Entoderm dar. Jener Schlauch dient nur als Zuleitungsröhr, er ist der embryonale Pharynx. Als solcher gehört er nur morphologisch, nicht aber physiologisch dem Darm an: er ist ektodermaler Natur. Zwischen dem Ekto- und Entoderm liegt der Rest der ursprünglichen Furchungszellen, die sich vermehrt, aber nicht differenziert haben. Sie stellen sich morphologisch als mittlere Schicht, aber nicht physiologisch als Mesoderm dar. Sie sind indifferente Eifragmente, denjenigen gleich, aus welchen das Ektoderm und das Entoderm vor dem sich entwickelt haben. Sie repräsentieren kein einzelnes Keimblatt, sondern, eben wegen ihrer Indifferenz, alle Keimblätter. Daher ist es kein Widerspruch, wenn nach dem Schwinden des primären Ektoderms und Entoderms diese Zellen von neuem ein Ekto- und Entoderm an den nämlichen Stellen bilden, an denen das alte stand. Es ist einfach eine Wiederholung desselben Vorganges, dem die primären Bildungen ihr Dasein verdanken. Zellen derselben Art werden an gleicher Stelle zu gleichen Funktionen vorbereitet. Es ist auch kein Widerspruch, wenn diese Zellen im weiteren Verlauf der Entwicklung außer den Geschlechtsprodukten, den Muskeln, dem Blut auch das Nervensystem und bei einigen Formen die Augen bilden, oder wenn sie im Falle der Regeneration¹⁾ diese Bildungen wiederholen. Denn ihrer Indifferenz wegen enthalten sie die organbildenden Potenzen für verschiedene Keimblätter. Sie stellen im Nervensystem das Ektoderm und in den Muskeln das Mesoderm dar. Erst durch diese Differenzierung gewinnen sie den Charakter eines bestimmten Keimblattes.

In allen bisher behandelten Fällen war von einer morphologisch erkennbaren Gastrula nicht die Rede. Derjenige Vorgang, auf dem die Keimblattbildung im tiefsten Grunde beruhen soll, die Invagination der Keimblase, war nicht vorhanden. Dieser Fundamentalvorgang

1) J. Keller, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien. Jen. Zeitschr., Bd. XXVIII (1894), S. 370 ff.

musste von den Morphologen erst konstruiert werden; konstruiert werden aus den Keimblättern, die eben durch jenen Vorgang kenntlich gemacht werden sollten. Und da der Vorgang schlechterdings fehlte, so mussten die Keimblätter nach ihrer Funktion, d. h. physiologisch, eruiert werden. So wurde die Analogie ohne Bedenken dazu verwendet, um die Homologie, nämlich die homologen Keimblätter, ausfindig zu machen.

Aber man sagt, alle diese Fälle seien nicht eigentlich ernst zu nehmen. Ursprünglich habe zwar überall eine typische Gastrula vorgelegen. Aber dann habe die Natur sich gefälscht und solche Fälschungsprodukte seien eben die Delamination, die polare Einwucherung und die Differenzierung an Ort und Stelle. Nun, das ist vielleicht möglich. Aber hier handelt es sich um etwas Anderes. Es ist nicht die Frage nach der Gasträa von ehemals. Es ist die Frage, wie in der gegenwärtigen Form, sie sei gefälscht oder nicht, die Keimschichten als einem bestimmten Keimblatte zugehörig erkannt werden können. Für diesen Zweck ist es gleichgültig, ob ich weiß oder glaube, dass die gegenwärtige Form vor Millionen Jahren eine Gasträa war. Denn jetzt ist sie es nicht mehr. Und es fehlt mir das Mittel, um festzustellen, welche Teile der vorliegenden Form auf das innere und das äußere Blatt der Gasträa zu beziehen sind. Solch ein Mittel bietet die Morphologie nicht, denn es handelt sich ja um eine Fälschung. Gibt es demnach ein anderes, als die Funktion der Keimschichten abzuwarten und so den physiologischen Wert derselben nicht nur zum Maßstabe für das Keimblatt, sondern auch für die Gastrula und ihre etwaige Fälschung zu machen?

Aber wir haben vielleicht das Moment der Vergleichung noch nicht genügend gewürdigt. Möglichenfalls ergibt die Vergleichung der frühen Embryonalstadien verschiedener Tiere, solcher mit echter und mit gefälschter Entwicklung, etwas über den Wert der primären Schichten. Ja, wenn das nur eine morphologische Vergleichung sein möchte! Wenn die gefälschte Form nicht eben gefälscht wäre! Wenn man nur wüsste, was an der Fälschung vergleichbar ist und was nicht! Man ist weit entfernt, in die Vergleichung des morphologisch Gleichartigen, des schlechthin Homologen d. h. Gleichgelagerten zu willigen. Man vergleicht nur das Gleichbedeutende, das physiologisch Gleichartige, um jene höhere, echte, die phylogenetische Homologie zu ermitteln. Und so fragt man wieder zunächst nach der Funktion der Schichten, und wenn man auf diese Weise die analogen Keimblätter herausgefunden hat, dann weiß man genau, dass, wo die Homologie fehlt, die Fälschung ihr Werk gethan hat.

Ist nun da, wo die Gastrula morphologisch nicht erkannt werden kann, die Rücksichtnahme auf physiologische Verhältnisse allerdings nicht zu vermeiden, so möchte man doch erwarten, dass da, wo die

geforderte Einstülpung wirklich vorliegt, der eingestülpte Teil für entodermal gehalten werde. Einige Beispiele sollen darüber Auskunft geben.

Bei vielen Scheibenquallen¹⁾ wird, nachdem das Blastulastadium erreicht ist, durch Delamination oder polare Einwucherung die innere Schicht gebildet. Alsdann findet am vegetativen Pole in der That eine Einstülpung statt, die erste und einzige, welche im ganzen Verlauf der Entwicklung vorkommt. Diese Einstülpung dringt nun nach innen vor und öffnet sich endlich in den geschlossenen Hohlraum der zweischichtigen Blase, mit deren innerem Blatte sie in direkte Verbindung tritt. Morphologisch betrachtet gehört sie ohne Zweifel zur inneren Schicht, die Einstülpungsöffnung bezeichnet die Grenze zwischen dem inneren und dem äußeren Blatte. Nichtsdestoweniger ist der durch Einstülpung entstandene Teil des Darmes der einzige, welcher nicht für entodermal gilt. Er ist es auch wirklich nicht, denn er hat nichts mit der entodermalen Funktion der Verdauung und Resorption zu thun: er bildet das Schlundrohr. Aber das ist kein morphologisches Kriterium. Die morphologische Definition ist geradezu umgekehrt. Was entodermal ist, ist nicht durch Einstülpung entstanden, und was durch Einstülpung entstanden ist, das ist kein Entoderm.

Dem gleichen Verhältnis begegnen wir in der Entwicklungsgeschichte noch mehrfach. Bei *Putella*, einer sehr genau untersuchten Schnecke²⁾, entsteht das Entoderm ebenfalls durch polare Wucherung. Noch ehe in den wuchernden Zellen ein Hohlraum sichtbar geworden ist, folgt an derselben Stelle eine Einstülpung. Aber ihre Wandung ist nicht entodermal, sie bildet den Pharynx und die Radula-Tasche. Die Funktion gibt den Ausschlag.

Bei den Unioniden³⁾ tritt an der einschichtigen Keimblase, in deren Hohlraum lediglich einige Mesodermzellen gelegen sind, eine typische Einstülpung auf. Sie wird von großen, dunkel erscheinenden Zellen gebildet, alle Anzeichen sprechen für eine Gastrulation. Man hat sie auch lange Zeit so gedeutet. Endlich fand man, dass diese primäre Einstülpung der Blastulawand dennoch keine Gastrulation sein könne. Weshalb nicht? Aus physiologischen Gründen. Das eingestülpte Blatt hat keine entodermalen Funktionen. Es bildet die Schalendrüse.

So viel über die beiden primären Keimblätter und ihre angeblich morphologische Deutung, die niemals durchgeführt worden ist. Wenden wir uns nunmehr der Betrachtung des mittleren Keimblattes zu, an welchem die morphologische Richtung sich mit ganz besonderem Eifer versucht hat.

(Fortsetzung folgt.)

1) Korschelt-Heider, S. 68.

2) Korschelt-Heider, S. 1006.

3) Ebenda S. 947.

Ergebnisse der Plankton-Expedition.

Bd. IV M. g. Dr. Bernhard Fischer, Die Bakterien des Meeres.

Nach dem der Plankton-Expedition zu Grunde liegenden Plane war es nötig, eine thunlichst alle Lebewesen des Meeres umfassende qualitative und quantitative Untersuchung durchzuführen. Die Bakterien, denen die wichtige Rolle zufällt, die abgestorbene organische Substanz in anorganische Verbindungen zu spalten, um den Pflanzen die Aufnahme derselben von neuem zu ermöglichen, konnten natürlich nicht mit den für die quantitative Gewinnung des Plankton konstruierten Netzen gewonnen werden; es bedurfte hierzu der Konstruktion eigener Fangapparate und einer entsprechenden Umbildung der Methoden der Bakteriologie. Schon auf einer früheren Reise hatte Herr Professor Fischer die Erfahrung gemacht, „dass sich auch auf hoher See regelmäßig Bakterien im Wasser finden, manchmal in geringer Zahl, manchmal aber in ähnlich großen Mengen, wie in der Nähe des Landes“.

Als Nährboden für die Reinkulturen wurde eine 10proz. Gelatine verwendet, zu deren Herstellung entweder eine $\frac{1}{2}$ proz. Kochsalzlösung oder Seewasser aus der Nordsee, und statt Rindfleisch die gleiche Gewichtsmenge des Fleisches frischer Seefische genommen wurde. Bei höheren Lufttemperaturen erhielt diese Gelatine noch einen Zusatz von 2proz. Agar. Was die Methodik der Untersuchung anlangt, so muss hier auf die ausführlichen Angaben des Herrn Verf. (S. 6—17) verwiesen werden.

In 3 Tabellen sind die Einzelergebnisse der bakteriologischen Untersuchungen von Meerwasserproben verzeichnet, gewonnen 1) auf einer Reise nach Westindien (Januar bis April 1886), 2) auf der Plankton-expedition und 3) im Sommer und Herbst 1893 auf Kreuzzouren in Nord- und Ostsee, sowie auf einer Fahrt nach Trinidad (Herr Marinestabsarzt Dr. Bassenge). Es sind hier im ganzen 17 Arten von Bakterien unterschieden. Die 7 Arten von *Halibacterium* sind durchgängig neu, unter den 10 Leuchtbakterien (*Photobacterium*) waren 2 bereits bekannt.

Ueber den Keimgehalt des Meeres seien folgende allgemeine Ergebnisse hervorgehoben. Auf hoher See ist derselbe ein sehr geringer im Vergleich zu dem an der Küste. Der Einfluss der Küste, auch da, wo Abfallwässer in das Meer geleitet werden, erstreckt sich jedoch nicht sehr weit, so dass schon in 3 bis 5 km Entfernung von derselben eine Wirkung auf den Keimgehalt der See nicht mehr nachzuweisen ist. Die Untersuchung von Landseen hat zu ähnlichen Resultaten geführt. So sind beispielsweise am Rand des Genfer Sees 150000, in der Mitte nur 35 Keime pro cem Wasser nachgewiesen. Der Durchschnitt des Keimgehaltes der Binnenmeere (Caräibisches Meer, Nord- und Ostsee) weicht nach den bisherigen quantitativen Untersuchungen nur wenig von dem des Ozeans ab, doch ist die Zahl der

Proben mit geringem Keimgehalt im Ozean nicht unbeträchtlich höher (63% der Proben enthielten weniger als 100 Keime, gegen 44% in Binnenmeeren).

Aus dem Ozean liegen, unter Ausschluss aller Tiefenproben sowie aller in weniger als 3 Seemeilen Entfernung von der Küste entnommenen Wasserproben, 121 Keimgehaltsbestimmungen vor. Bei 74% dieser Proben wurde ein Keimgehalt von 250 Keimen pro ccm Wasser nicht überschritten. 2 ganz abnorm keimreiche Proben (mit 18900 bzw. 28000 Keimen) stammen aus weiter Entfernung vom Lande. In 10% der Proben fanden sich mehr als 1000 Keime. Die Ursachen der beträchtlichen Schwankungen lassen sich in den meisten Fällen nicht angeben. Der Salzgehalt des Wassers scheint ohne Einfluss zu sein. Auch die einzelnen Strömungsgebiete bedingen nicht den größeren oder geringeren Keimgehalt, ja, die beiden keimreichsten Proben stammen aus dem Südäquatorialstrom und der Sargassosee, wo die Zahl der keimarmen Proben eine verhältnismäßig hohe ist. Es steht nur fest, dass nördlich vom 50. Breitengrade stets weniger als 100 Keime gefunden wurden; höhere Werte für den Keimgehalt ergeben sich erst bei einer Temperatur von 14° C und darüber, ohne dass jedoch in den betreffenden Gebieten eine weitere Abhängigkeit von der Temperatur nachzuweisen wäre. Weiterhin ist bemerkenswert, dass an den Grenzen der Strömungen die Zahl der Keime eine verhältnismäßig hohe ist. Dieses Verhalten wird in Zusammenhang gebracht mit der Tatsache, dass i. d. R. in einiger Entfernung unterhalb der Meeresoberfläche ein höherer Keimgehalt vorhanden ist als an der Oberfläche. An den Grenzen der Strömungen treten nämlich die sogenannten Stromkabelungen häufig auf, die in aufsteigenden Strömungen ihre Erklärung finden.

Es hat sich gezeigt, dass da, wo der Keimgehalt an der Oberfläche ein geringer ist, derselbe noch in 200 und 400 m Tiefe oft nicht unbeträchtlich höher ist. Sowohl aus den 29 Tiefenproben der Plankton-Expedition wie aus Untersuchungen von Russel im Golf von Neapel ist dieses Verhalten ersichtlich. Die Keimarmut an der Oberfläche ist jedenfalls auf den Einfluss des Lichtes zurückzuführen, da durch das Experiment nachgewiesen ist, dass Meeresbakterien sowohl durch direktes Sonnenlicht wie durch diffuses Tageslicht zum Absterben gebracht werden. Auch spricht hierfür die Beobachtung, dass die Entwicklung von Bakterienkolonien in den aus Tiefwasserproben angelegten Aussaaten wiederholt viel rascher und kräftiger erfolgte, als in solchen, die aus Oberflächenproben entnommen waren. Es war also bei den letzteren durch die Sonne bereits eine Schädigung bewirkt worden, die die Wachstumsenergie herabgesetzt hatte.

Aus dem sehr seltenen Vorkommen von Kokken und Bacillen in größerer Entfernung von der Küste geht hervor, „dass diese „Kokken“

bezw. „Bacillen“ für ihre Entwicklung günstige Bedingungen im Meere nicht finden“. Die eigentlichen Meeresbakterien, also die Halibakterien, mit Einschluss der Photobakterien, „sind in morphologischer Beziehung dadurch ausgezeichnet, dass die einzelnen Arten bei regelmäßigem Vorkommen schraubiger Formen eine große Mannigfaltigkeit in der Form und Größe darbieten“. So können in einem und demselben Faden einer Art verschieden gestaltete Kurz- oder Längsstäbchen bezw. Komma- und Schraubenformen neben einander vorkommen. Auch die sogenannten Involutionsformen, wie haken-, herz-, birn-, flaschen- und wurmförmige Gebilde sind häufig (*Halibacterium polymorphum*).

Endogene Sporen haben bei den Meeresbakterien nicht nachgewiesen werden können, doch haben sich Reinkulturen derselben jahrelang gehalten. Solche von *Halibacterium pellucidum* und *polymorphum* waren nach 2½ Jahren noch nicht abgestorben.

Mit Ausnahme von *Photobacterium phosphorescens*, bei dem nur einige Male eine mäßige Bewegung festgestellt wurde, sind die untersuchten Meeresbakterien sämtlich, besonders in jüngeren Kulturen, einer lebhaften Eigenbewegung fähig. Als Bewegungsorgane konnten bei einigen Arten von *Photobacterium* Büschel von langen, welligen Geißelfäden nachgewiesen werden. Auch einfache Geißelfäden sind bei einzelnen Formen aufgefunden worden.

Die Gestalts-, Bewegungs- und Färbungsverhältnisse der Meeresbakterien führen Verf. zu dem Satze: „Jedenfalls bilden von allen an Land vorkommenden bekannten Bakterien, die wir genauer kennen, die Kommabacillen diejenigen, welchen die Meeresbakterien am nächsten stehen“. Die Kommabacillen leben aber vorzugsweise im Wasser. Auf Grund dieses Verhaltens fährt F. weiter fort: „Wenn es nun zweifellos ist, dass die Schraubenform nicht nur die Bewegungsfähigkeit, sondern auch die Schwebefähigkeit der Bakterien in Flüssigkeiten begünstigt, wird man da nicht daran denken müssen, dass die schraubige Gestalt, welche unsere Bakterien zum Leben in Flüssigkeiten besonders befähigt, als eine Anpassungserscheinung an das flüssige Medium aufzufassen ist, und dass wir aus diesem Grunde im Meere gerade diesem einen Formentypus und nicht den übrigen an Land so häufigen begegnet sind?

Ein scharfer Unterschied im biologischen Verhalten der Halibakterien und der Kommabacillen beruht darin, dass erstere auf Seewassernährböden besser gedeihen, als auf den gewöhnlichen Nährböden, während bei den letzteren das Umgekehrte der Fall ist, und zwar häufig in sehr ausgesprochener Weise. Die Frage, ob schon im bloßen Meerwasser eine Vermehrung der Meeresbakterien eintritt, muss nach verschiedenen auf der Expedition vorgenommenen Versuchen bejaht

werden. In größeren Tiefen wird aber die Lebens- und Wachstumsenergie der Bakterien jedenfalls heruntergesetzt, wahrscheinlich in Folge des hohen Druckes. Mit Sicherheit ist das Vorkommen von lebenden Bakterien bzw. deren Keimen aber noch bei 1100 m, also bei über 100 Atmosphären Druck, nachgewiesen. Streng anaerobe Bakterien können wegen des Sauerstoffgehaltes selbst in tiefen Meeres-schichten nicht erwartet werden, doch entwickelten sich in Kulturen aus Tiefwasserproben einige Male nahe dem Boden der Schälchen besonders kräftige, zum Teil gasbildende Kolonien, die also wenigstens von fakultativ anaeroben Bakterien herrühren mussten.

Ein weiteres sehr bemerkenswertes Resultat der Einzelbeobachtungen ist es, dass „die Bakterien im Ozean auf hoher See nur durch eine geringe Zahl von Arten vertreten waren“. Dieselben gehörten ausschließlich dem Genus *Halibacterium* an, während Leuchtbakterien nur in der Nähe der Küsten (bis 50 Seemeilen vom Lande entfernt) nachgewiesen wurden. Es gilt also auch für die Bakterien der Satz, der für die übrige organische Welt festgestellt ist, dass nämlich, im Gegensatz zu den entsprechenden Verhältnissen der Küstengewässer, die Mannigfaltigkeit des Lebens auf hoher See eine recht beschränkte ist.

Auf Grund seiner vielseitigen, oben nur kurz angedeuteten Beobachtungen und Versuche kommt Verf. schließlich zu dem Satze: „dass diese Bakterien (die Halibakterien) im Meere als Zersetzungserreger eine ähnliche Bedeutung besitzen, wie die Bakterien am Lande“.

J. Reibisch.

Dr. A. Mayer, Lehrbuch der Agrikulturchemie.

I. Teil: Die Ernährung der grünen Gewächse in 25 Vorlesungen.

Verlag von C. Winter, Heidelberg. 4. Auflage.

In sehr übersichtlicher Weise werden in 5 Abschnitten die Lebensthätigkeiten der grünen Gewächse zur Darstellung gebracht. Die inhaltlich durchgehends trefflichen Schilderungen sind sprachlich hin und wieder etwas schwerfällig.

In dem I. Abschnitte, der 10 Vorlesungen umfasst, wird nach einleitenden Bemerkungen über den Inhalt der Agrikulturchemie „die Produktion von organischer Substanz“ einlässlich besprochen, wobei auch die neuesten Forschungen gebührende Beachtung finden. Daran reiht sich die Darstellung der „Wanderung der organischen Substanz“ und der „Pflanzenatmung“. Den Schluss bildet die Besprechung der „stickstofffreien organischen Bestandteile der Pflanze“.

Im II. Abschnitt werden „die stickstoffhaltigen Bestandteile der Pflanze“ besprochen. In überaus klarer Weise kommt in 5 Vorlesungen die so interessante Geschichte der experimentellen Forschungen über die Frage der Stickstoffernährung bis zu ihren neuesten Ergebnissen zum Ausdruck, wobei vielleicht nur einem Forscher gegenüber die objektive Würdigung, die der

Verf. sonst nie verlässt, etwas zurücktritt. Mag auch in der That Frank's Wertschätzung der Verdienste Hellriegel's um die Erkenntnis der symbiotischen Bedeutung der Wurzelpilze für gewisse Schmetterlingsabläuter dem Wert dieser Entdeckung, dem wissenschaftlichen, wie namentlich auch dem praktischen nicht ganz gerecht werden, so muss doch anderseits betont werden, dass das für den Verf. kein Grund sein sollte, Frank's Namen nur so nebenbei zu nennen. In der Verfolgung der wissenschaftlichen Förderung der Entdeckung Hellriegel's nimmt Frank eben doch eine hervorragende Stellung ein.

Der III. Abschnitt behandelt die „unverbrennlichen Bestandteile der Pflanze“ in 4 Vorlesungen. Im IV. Abschnitt kommen „die Gesetze der Stoffaufnahme“ zur Darstellung. Der V. Abschnitt ist hauptsächlich der Schilderung der Abhängigkeit des Pflanzenlebens von Wärmeverhältnissen gewidmet.

Mayer's Vorlesungen möchten wir auch in der neuen Auflage dem Studium aller derer bestens empfehlen, welche sich nicht nur um die rein wissenschaftliche Bedeutung und Ziele der Pflanzenphysiologie interessieren, sondern sich zugleich auch über die Bedeutung wissenschaftlicher Erkenntnis für die Praxis aufklären wollen. Sie werden in dem Werke eine Quelle reicher Belehrung finden.

Robert Keller (Winterthur).

Ueber das Verhältnis von Eiweiß zu Dotter und Schaale in den Vogeleiern.

(Fortsetzung; vergl. Bd. XIV S. 560.)

Während ein Doppelei des Haushuhns (*Gallus domesticus*) 108 g wog und zwei getrennte Dotter aufwies, zeigte ein Doppelei der Ente (*Anas*) [Zucht des Gasthofbesizers A. Eissner in Wachau bei Leipzig] folgende quantitative Gewichtsverhältnisse.

	Doppelei von <i>Anas</i> frisch	120,7 g
	„ „ „ gekocht (20 Minuten)	117,57 g.
Darin	2 Dotter	42,554 g
	Eiweiß	59,06 g
	Schaale	11,453 g.

Aus einem Nest 2 $\frac{1}{2}$ m vom Gartenboden in einem Birnbaum, der dicht belaubt ist, wurden am 16. Mai a. c. 2 grüne Eier mit rotbraunen Flecken, wie sie Brehm von der Drossel (*Turdus*) beschrieben hat, entnommen und gewogen.

α) 6,358 g, β) 7,284 g, in kochendes Wasser gelegt und 5 Minuten gekocht,
α) 6,158 g, β) 7,008 g.

Darin einseitig anliegendes milchglasähnliches Eiweiß, wie beim Kiebitz.

Dotter	2,31 g	2,302 g,
Eiweiß	4,642 g	3,808 g,
Schaale	0,999 g	0,898 g.

Summa 7,951 g Summa 7,008 g.

Dr. R. W. Bauer (Leipzig).

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Juni 1895.

Nr. 12.

Inhalt: **Keller**, Die Treskavica-Planina, ein bosnisches Landschafts- und Vegetationsbild. — **Braem**, Was ist ein Keimblatt? — **Fürbringer**, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane (16. Stück). —

Die Treskavica-Planina, ein bosnisches Landschafts- und Vegetationsbild.

Von **Dr. Robert Keller** in Winterthur.

Die Gebirgswelt Bosniens, die nach Norden und Osten in ein zum größten Teile reich bewaldetes Hügelland übergeht, das aus den engen, tief eingeschnittenen, schluchtenartigen Thälern durch die Steilheit der Böschungen namentlich im Flusslaufe der Drina ein recht imponierendes Aussehen gewinnt, das sich, wenn die steilen Hänge überwunden sind, an denen die Kunststraßen der Oesterreicher in zahllosen Serpentinaen hinanklimmen, als ein ausgedehntes Hochplateau entpuppt, dessen Hügel Auswaschungskegel sind, die hin und wieder auf dem Hochplateau selbst als Reste höherer Terrassen erscheinen, präsentiert sich, wenn wir von dem centralgelegenen Gebirgsstocke, den Vlasic, absehen, im Süden und Südosten des Landes, in der Nachbarschaft der steinreichen Herzegowina in ihren imposantesten Gestalten.

Sarajevo, die halbtürkische, orientalische, halbmoderne, westeuropäische Hauptstadt Bosniens liegt zu eng zwischen die Berge eingekellt, als dass von der Stadt aus das Landschaftsbild zu genießen wäre, das den erwartet, der sich etwas abseits von der Heerstraße in die freie Gebirgswelt hinauswagt. Im Südwesten erhebt sich der waldreiche Igman. An seinen Nordfuß lehnt sich die quellenreiche Ebene von Ilidce an. Am Fuß des Berges entspringen in einem weiten Bogen 10—15 zum Teil kräftige Quellen, der Bosna Wiege, die kaum dem dunkeln Schoß der Erde entronnen in den Dienst des

Menschen gezogen wird. Wuchtig stürzt sie, in dem moosreichen erlenbewachsenen Bette in einige hölzerne Kanäle geleitet in die Schaufeln der kleinen horizontal liegenden Räder, die in wirbelndem Laufe des Wassers Bewegung auf das Mühlenwerk übertragen. Kaum 2½ Kilometer von dieser Stelle entfernt sprudelt nahe dem Bette der Zeljeznika, die in nordwestlicher Richtung die Sarajevsko Polje durchfließt, der mächtige dampfende Quell aus dem Boden, der die berühmten Bäder von Ilidce speist, nicht die einzige der Thermen, wohl aber die bedeutendste. Zu Dutzend sehen wir im Umkreis von wenigen hundert Schritten im Bette des seichten Flusses bald kleinere, bald größere Massen heißen Wassers aus dem Boden hervorquellen.

Hinter dem Igman erhebt sich die Bjelasnica-Planina bis über 2000 m, jener Gebirgsstock, welcher die Wasserscheide zwischen dem Flussgebiete des Bosna und Narenta, zwischen dem schwarzen Meere und der Adria bildet. In seiner Voralpenregion ist einer der interessantesten Bürger der bosnischen Flora heimisch, die *Pinus leucodermis* Antoine, die vor 30 Jahren auf den dalmatinischen Bergen von Maly, dem verdienten Erforscher der Flora Dalmatiens entdeckt wurde. Die weißrindige Kiefer ist ein echter Felsenbewohner. Die Zinnen der steilsten Abstürze, von Gerölle und Felsenschutt überdeckte Hänge, scheinen ihr am besten zuzusagen; da bildet sie in den entsprechenden Hochlagen eine prächtige bis zur Baumgrenze hinaufgehende Waldzone. . . Die Physiognomie eines solchen Waldes ist eine ganz eigentümliche; die weißgraue, gegen die dunkelgrüne Benadelung so scharf kontrastierende Rinde, das an Stelle der Grasnarbe sich ausbreitende Trümmergewirre von nackten Felsblöcken, die infolge des grellen Widerscheines der kahlen Felswände scharf konturierten Schlagschatten lassen eine Fülle von ganz fremdartigen Effekten an dem Auge des Beobachters vorüberziehen. Großartig und wild gestaltet sich die Szenerie, wo einzelne bis 30 m hohe Stämme losgerissene Felsblöcke oder die steilsten Zinnen der oft Hunderte von Metern abstürzenden Wände krönen ¹⁾.

Im Süden Sarajevos steigt die Treberje-Planina jäh an. Alle diese Berge hemmen den Ausblick in die hinter ihnen liegenden Waldgebiete und Gebirge. Steigen wir aber die Anhöhen hinan, dann entfalten sich vor unseren Augen hoch über die Waldregion hinausragend die zackenreichen Gebirgsformen der bosnischen Alpenwelt, deren Felsengehänge während des größten Teiles des Jahres der Schnee deckt, in deren Mulden kleine Schneefelder gewöhnlich auch der brennenden Glut der Augustsonne zu trotzen vermögen. Heuer (1894) sind diese stolzen Felsenzinnen dieses Schmuckes beraubt. Zu arm an Niederschlägen und zu heiß war das Jahr. In dieser Gebirgswelt ist eine Flora zu Hause, die für jeden Botaniker durch die nicht

1) Vergl. F. Fiala, Zwei interessante Nadelhölzer des bosnischen Waldes.

geringe Zahl eigentümlicher Arten anziehend wirkt, die aber gerade uns, die wir aus dem Gebiete der Centralalpen nach jenen östlichen Gebieten uns wandten, fremdartig berühren musste.

Die Treskavica-Planina, die sich ca. 32 Kilometer südlich von Sarajevo zu ca. 2000 m Höhe erhebt, war das Ziel einer Exkursion, die in die ersten Tage des August fiel. Dr. Otto Blau¹⁾, der vom Jahre 1861—72 als Konsul in Bosnien lebte und auf seinen vielen Fahrten das Land zuerst in sehr umfassender Weise botanisch erschloss, ist einer der ersten europäischen Reisenden gewesen, der diesen entlegenen Gebirgsstock zu seinem Ziele wählte. Seine Tour in das Treskavicagebiet fällt in das zweitletzte Jahr seines bosnischen Aufenthaltes. Er erstieg den Berg von dem Dorfe Dujmowitz, am Nordfuß des Gebirgsstockes, aus. Die wichtigsten der Alpenpflanzen dieses Gebietes fand, wie nachfolgende Zusammenstellung zeigt, schon Blau. Er schreibt loc. cit.²⁾, dass sich an einer Felsenspalte folgende Arten fanden, von denen die mit * auch in den Alpen vorkommen: *Saxifraga media*, *Edraeanthus dalmaticus*, *Dianthus strictus*, *Drypis spinosa*, *Chaerophyllum funarioides*, * *Bupleurum ranunculoides*. Auf der Höhe sammelte er *Jasione supina*, *Linum capitatum*, und *L. extraaxillare*, * *Thlaspi alpinum*, *Pedicularis leucodon*, *Silene Sendtneri*, * *Homogyne alpina*, * *Gnaphalium norvegicum*, * *Arabis alpina*, * *Eriogon alpinus*, * *Bellidiastrum Micheli*, *Allyssum Wulfenianum*, * *Alchemilla alpina*, * *Gentiana verna*, * *Soldanella alpina*, * *Viola biflora* und * *V. calcarata*, * *Dryas octopetala*, * *Gentiana lutea*, * *Anemone narcissiflora* etc.

Seither hat wohl kein Botaniker, der den südlichen Teil Bosniens besuchte, die Treskavica-Planina liegen lassen. Fort und fort war sie und wird sie einer der hervorragendsten Anziehungspunkte sein. —

In liebenswürdigster Weise war uns — Herr Prof. Dr. Sching war mein Reisegefährte — von der Direktion des Landesmuseums, Herrn Regierungsrat Hörmann, und dem Kustos der botanischen Abteilung, Herrn F. Fiala, ein Diener des Museums als Dolmetscher und Führer mitgegeben worden.

Am frühen Morgen des 2. August war unsere kleine Karawane reisefertig; ein zierliches Pferd, dessen zarte Gestalt aber mit der zugemuteten Last nicht in voller Harmonie stand, gepackt; die Reitpferde, die an eine schnellere Gangart gewöhnt waren, als die Tiere, die uns bis dahin zur Verfügung gewesen, bestiegen und in fröhlichem Trabe gingen durch die noch ziemlich stillen Straßen der Stadt in den taufrischen Morgen hinaus. Bei einem Hügel, den ein großes Tonlager bildet, führt die Straße hinan und senkt sich in die weite Ebene von Lukovica und Kolildol, die wir in schnellster Gangart durch-

1) Vergl. Dr. O. Blau, Reisen in Bosnien und der Herzegowina, 1877.

2) l. c. S. 69—71.

jagten, rasch den langen Zug bosnischer Bauern überholend, die am Tage zuvor mit ihren Pferden aus den Wäldern zur Hauptstadt gefahren, um die Pferdelaft Holz, die sie ohne Entgelt aus den Wäldern hauen dürfen, in Münze umzusetzen. — Wir reiten an den Berglehnen des rechten Ufers der Zeljesnica hinan und bald eröffnen sich uns überaus ansprechende Landschaftsbilder.

Unter uns das enge Thal, das sich erst kurz vor dem Zusammenfluss der Zeljesnica und der jungen Bosna in der Sarajevsko Polje stark erweitert, im Schmucke grüner Wiesengelände, wogender Getreidefelder, lichter Wälder, die von des Flusses Ufern bis auf die Kämme der Berge reichen. Dunkle Wolken, die Nachläufer des gestrigen majestätischen Gewitters jagen über die Kämme hin, die Sonne, die hin und wieder schüchtern aus dem Wolkenschleier hervorschaut, deckend, uns willkommenen Schatten spendend. Vor uns erheben sich die Kämme des Igman, dessen regelmäßige Form in scharfem Kontraste zu dem zackereichen Grat der Treskavica-Planina steht, die sich im Süden erhebt. Der Weg, der hoch über der Thalsohle hinführt, zum Teil eine alte Türkenstraße, ist heute, dank der Fürsorge der österreichischen Verwaltung, ein sehr praktikabler Reitweg, der um so angenehmer ist, als er uns an jeder offenen Stelle einen prächtigen Ausblick gestattet.

In Galjevanjva, einer Gensdarmeriestation, machten wir einen Halt, um den muhamedanischen Begleiter, der unser Packtier führte, zu erwarten. Während wir etliche Tässchen des guten, schwarzen Trankes schlürften, den man auch im elendesten Nest nie umsonst sucht, verjagte ein leichter Wind die den Bergschluchten entsteigenden Nebel und die an den Berglehnen klebenden Wolkenballen. Bald lachte wieder der tiefblaue Himmel über uns; bald wieder suchten wir den Schatten, um der drückenden Hitze für Momente zu entfliehen.

Die Geduld der Wartenden wurde auf harte Probe gestellt. Eine halbe Stunde, eine Stunde verging und noch war der zarte Schimmel mit seiner Bürde nirgends zu sehn. Mehr und mehr schwand die Hoffnung so zeitlich am Fuß des Treskavica-Planina zu sein, um während der Glut der Mittagssonne im Schatten eines Hauses in Trnowo zu rasten.

So fanden wir reichlich Muße unserer Umgebung einige Aufmerksamkeit zuzuwenden. Ein glimmerreiches schieferiges Gestein bildet in der Tiefe den anstehenden Fels. Hier, wo wir zu unfreiwilliger Rast verurteilt sind, ist das Gestein sandsteinähnlich, sehr weich, leicht bröckelnd. Mit dem Quarz sind auch noch reichliche Mengen von Glimmerblättchen vermischt. Kaum einen Büchschenschuss von unserem Standorte erheben sich Kalksteinfelsen, die an die gerundeten Formen des glimmerreichen Sandsteinhügels, die grotesken ruinenartigen Gestalten verwitterter Felswände anlehnen.

Die überaus ärmlichen Hütten, die von Muhamedanern bewohnt werden, sind von Baumgärten umgeben, dichten Zwetschgenbäumenhainen, denen die lange Trocknis bedenklich zusetzte. Die Hälfte der zu erwartenden Ernte liegt welk am Boden. In ihnen erhebt sich da und dort ein Apfelbaum, an dem wir mehr die Natürlichkeit seines Wuchses als die Schönheit der werdenden Früchte bewundern. Keine Säge, kein Messer, keine Scheere scheint ihn je berührt zu haben, seit er hier einem verpflanzten Wildling gleich willkommener Früchte- und Schattenspende ist. In den Wiesen stehen mächtige Nussbäume, majestätische Gestalten, stolzeren Wuchses als die knorrige Eiche des nahen Laubwaldes. Die Birnbäume, die sich ihnen zugesellen, machen wieder den Eindruck des naturwüchsigen Wildlings. Weizen, Mais und Hanf erzeugen die Aecker. Dazwischen steht, durch üppige Vegetation den Acker zur Haide verwandelnd, ein dichter Farnbusch und mit den Kulturen in inniger Freundschaft verbunden Karden und Disteln. —

Endlich erscheint unser Lasttier, ruhebedürftig, trotzdem kaum ein Drittel des Weges zurückgelegt ist, der heute seiner harrete.

In vielen Windungen zieht sich der Weg durch den nahen Wald hinauf, der ein artenreiches Durcheinander verschiedenster Laubhölzer ist. Riesige Buchen bestimmen seinen Charakter. Eschen, Ahorne und Eichen sind ihnen beigemischt, an anderen Stellen wieder Hainbuchen und Erlen. Hin und wieder ragen die kräftigen Formen wilder Birnbäume zwischen ihnen empor. Haselsträucher, prächtige Wegedornsträucher mit dunkelgrünem, glänzendem Laubwerk bilden mit buschigen Erlen das Unterholz oder die Einfassungen des Waldsaumes. Die Kräuter des Waldes sind ein buntes Gemisch heimischer Waldkräuter und südlicher Formen.

Der großblütige gelbe Fingerhut (*Digitalis grandiflora*) unserer Bergwälder, ihr brennesselblättriger Ehrenpreis (*Veronica urticaefolia*), unserer Wälder Enzianen (*Gentiana asclepiadea* und *G. cruciata*), Johanniskräuter (*Hypericum montanum*, *hirsutum* und *perforatum*), Tausendguldenkraut (*Erythraea Centaurium*), Schleimsalbei (*Salvia glutinosa*), die Tollkirsche (*Atropa Belladonna*) unserer gerodeten Waldplätze, Wegwarte (*Cichorium Inthybus*), Dost (*Origanum vulgare*) etc. sind hier zusammen mit der duftigen Melisse (*Melissa officinalis*), dem purpurnen Labkraut (*Galium purpureum*), dem krautigen Backenklee (*Dorycnium herbaceum*) der sonnigen Gefilde der Bergwälder des Tessin.

Für uns Schweizerbotaniker war vom ersten Tage an, da wir der bosnischen Flora unsere Aufmerksamkeit zuwandten, das Vorkommen dieser und ähnlicher Pflanzen von ganz besonderem Interesse. Im Vrbasthal, im Herzen des Landes, im Laufe der Bosna und wieder an der Ostgrenze Bosniens, im Thale der Drina begegneten uns nicht als Seltenheiten, sondern als häufige Charakterpflanzen eine Reihe von Arten, die wir als charakteristische Bestandteile der insubrischen Flora kannten.

Die Thäler des Tessins und die Gestade der herrlichen Seen, an denen die Alpenkämme mit einer südlichen Landschaft sich verbinden, wo das dunkle Grün des Alpenrosenstrauches und seine rosigen Blumen mit den großen weißen Blumen der Cistusrose (*Cistus salvifolius*) Nachbarschaft halten, wo der nordische Streifenfarn (*Asplenium septentrionale*) mit den prächtigen Wedeln des Lappenfarns (*Adiantum capillus veneris*) der Felsen Blöße deckt, bilden mit den südlichen Alpentälern Graubündens das insubrische Florengebiet.

In doppelter Beziehung ist die danach benannte insubrische Flora eine überaus interessante. Ein relativ reicher Endemismus ist ihr eigen. Zählt man doch nicht weniger als 28 Arten, welche nur diesem beschränkten Gebiete oder doch ihm vorzüglich zukommen. Vorab zeigt sich aber ein bedeutender Einfluss der mediterranen Flora auf die Vegetation dieses südlichen Teiles der Schweiz. Arten sind hier in diesen feuchten und heißen Thälern sesshaft, welche der breite Gürtel der Poebene von den nächsten Niederlassungen ihrer Stammesgenossen trennt.

Durchgehen wir die Liste dieser mediterranen Arten, wie sie Christ in seinem Pflanzenleben der Schweiz S. 42 u. fg. zusammengestellt hat, dann finden wir unter diesen „mediterranen Charakterpflanzen“ des insubrischen Gebietes eine Reihe häufiger bosnischer Pflanzen.

Von den 25 mediterranen Phanerogamen, die nach Christ im insubrischen Florengebiete ihre äußerste Nordgrenze finden, gehören

<i>Silene italica</i>	<i>Melissa officinalis</i>
<i>Dorycnium herbaceum</i>	<i>Phytolacca decandra</i>
<i>Fraxinus Ornus</i>	<i>Ostrya carpinifolia</i>

geradezu zu den verbreiteten und häufigen Pflanzen der Waldregion Bosniens. Von den 25 mediterranen Phanerogamenarten, die über den Kanton Tessin weiter nordwärts gegangen sind, treffen wir

<i>Rhus Cotinus</i>	<i>Ruscus aculeatus</i>
<i>Ononis Colymnae</i>	<i>Cynosurus echinatus</i>

ebenfalls nicht nur hin und wieder, sondern außerordentlich verbreitet an. Im Vrbasthal z. B. bildet der Sumach (*Rhus Cotinus*) auf weite Strecken hin den stark vorherrschenden Bestand des Buschwaldes. Und selbst eine jener Arten, die, wenn sie auch nicht im eigentlichsten Sinne endemisch sind, doch nach Christ ihr Massencentrum im insubrischen Gebiete haben, finden wir in der wilden Schlucht des Vrbas ob Banjaluka, die nunmehr durch eine neue prächtige Straße dem Verkehr zugänglich gemacht ist, eine Art, den blassgelben Lerchensporn (*Corydalis ochroleuca*).

Nenne ich im weitern den zottigen Bohnenbaum (*Cytisus hirsutus*) und das purpurne Labkraut (*Galium purpureum*), dann ist das Dutzend solcher Pflanzen voll, von denen wir nach dem Vorgange Christ's

gewöhnlich annehmen, dass sie echte Kinder der mediterranen Flora vorstellen. „Da die vorgelagerte Poebene mit ihrer breiten, wasserreichen und deshalb kühlen, neutralen Zone die Wanderung dieser Arten verhindert, so erscheint der Südfuß der Alpen von der Adria her als die Straße, über welche dem insubrischen Gebiete diese Vorläufer zugekommen sind.“ (Christ loc. cit.)

Wenn nun diese Arten, wie bereits betont wurde, nicht sporadisch, sondern wenigstens zum Teil sehr verbreitet, über das ganze Land zerstreut in Bosnien sich finden, muss da nicht Christ's Auffassung von der Herkunft dieser Arten als fraglich angesehen werden?

Wenn wir uns auch vorbehalten müssen diese Frage später gelegentlich einer einlässlicheren Erörterung zu unterziehen und nach den Banden zu suchen, welche jene bosnischen Standorte mit denen des insubrischen Gebietes verknüpfen, so mag doch schon hier betont werden, dass wohl nur zwei Vorstellungen möglich sind.

Entweder sind diese auch in Bosnien verbreiteten Arten der insubrischen Flora Glieder eines östlichen Florengebietes, also im Tessin die westlichen Ausstrahlungen desselben, oder aber die Uebereinstimmung dieser Florenelemente zweier so weit entlegener Gebiete rührt daher, dass sie beide von der gleichen Quelle gespeist werden, dass also jene Arten auch in Bosnien vom mediterranen Gebiete her einwanderten. Während sie in das insubrische Gebiet aus der adriatischen Zone des Mittelmeergebietes ihren Weg nordwestwärts nahmen, stellten die bosnischen Vorkommnisse eine Einwanderung aus dem östlichen Teil des mediterranen Gebietes vor, etwa aus jenem Gebiete, das wir nach Engler's Vorgang als die pontische Provinz bezeichnen.

In der That finden sich im südöstlichen Europa, nämlich in Bulgarien folgende der obengenannten Arten ebenfalls:

<i>Silene italica</i>	<i>Ononis Columnae</i>
<i>Dorycnium herbaceum</i>	<i>Ruscus aculeatus</i>
<i>Fraxinus Ornus</i>	<i>Cytisus hirsutus</i>
<i>Melissa officinalis</i>	<i>Galium purpureum</i>
<i>Rhus Cotinus</i>	<i>Cynosurus echinatus.</i>

Während so die uns begleitende Flora unsere Gedanken unwillkürlich nach den sonnigen Gefilden unserer blauen Seen am Südfuß der Alpen wies, trat in der Gegend, die wir durchritten, das bosnische Element der Pflanzenwelt stark zurück. Sie ist fast nur durch eine Scabiose mit sammtartigen seidenglänzenden Blättern vertreten. —

Die Mittagsstunde war längst vorüber, als wir in Trnowo, einer größern Ortschaft am Fuße der Treskavica-Planina, einritten, in welcher das in seiner geräumigen Kaserne stationierte Militär die Sicherheit des einst nicht gut beleumundeten Zagorjgebietes verbürgt.

In einem jüdischen Haus — der Unternehmungsgeist führt die Juden in die entlegensten Thalschaften des Landes als erste Pioniere der kommenden Zivilisation — genießen wir das übliche Huhn.

Ein serbischer Bauer, der Besitzer unserer Reitpferde, hatte sich inzwischen uns beigesellt. Mit seinem muhamedanischen Landsmann und den Pferden kehrte er im nahen Han einer üppigen schwarzhaarigen dunkelängigen Serbin ein, wohl willens in süßem Nichtsthun den Rest des Tages zu verbringen.

Dem Aufstieg ins Gebirge, auf den wir trotz der etwas vorgerückten Stunde bestanden, ging eine kurze durch Worte und Gesten sehr belebte Szene voran, da sich unsere Begleiter anfänglich weigerten, jetzt noch durch den Wald zu gehn. Sie fürchteten, dass wir im Walde, den angeblich Bären unsicher machen würden, die Nacht zuzubringen hätten. Unser Deutsch, dem zum Teil auch ein nicht völlig salonfähiges „Zürdüttsch“ beigemengt war, wirkte Wunder. Wenige Minuten nach ihrer Weigerung war Alles wieder sattelfertig. Wir ritten längs eines Quellenbaches der Zeljeznica hin durch ein Dorf, dessen breitere Straßen zugleich als Bachbett dienten, dessen Hauptstraße die ganzen Gräuel eines türkischen Weges verkörperte.

Die Furcht, dass uns die Nacht in dem schluchtenreichen Walde überraschen möchte, in dem ein Chaos gefallener, bisweilen halbvermoderter Stämme oft auf Schritt und Tritt unseren Weg versperrte, in dem eine oft sehr steile Rinne, die zur Regenzeit dem nahen Bächlein ein gefährlicher Konkurrent werden wollte, das Vorwärtskommen außerordentlich beschwerlich machte, gab unseren bosnischen Begleitern eine ungewohnte Energie. Schlagend und schreiend feuerten sie die keuchenden Pferde an, die sich nun alle in die Last des einen Tieres zu teilen hatten. Bald kam hier ein Gaul zu Fall und raffte sich rasch wieder zu neuem Klettern auf, bald saßen wir ungewollt; bald rückten wir Mann hinter Mann eng aufgeschlossen vor, verstohlen nach dem Ende der mühsamen Steigerei durch das Dunkel des Waldes ausspähend, bald löste sich unsere kleine Karawane in eine lange Reihe auf und weit hinter uns hörten wir das Rascheln des dürrn Laubes, das Knicken dürrer Aeste, die unter den Hufen unserer bemitleidenswerten Pferde brachen. Von den Wänden der jähren Felsen, zwischen denen der Wald hinaufstrebt, tönt das langgezogene Hoo! wieder, das den Zurückgebliebenen wegleitend war.

Wie in unseren humusreichen Bergwäldern die gelblichweiß blühende Zahnwurz (*Dentaria polyphylea*) trotz des spärlichen Lichtes weite Flächen deckt, so sahen wir hier allerdings nicht mehr im Schmucke ihrer Blüten die Dreiblattzahnwurz, *Dentaria trifolia*, die in dem pflanzengeographisch wohl zusammengehörigen Dreiländergebiet — Bosnien, Serbien, Montenegro — ihr Verbreitungscentrum hat, von dem aus sie nördlich durch Kroatien und Ungarn bis nach

Steiermark ausstrahlt, den Boden decken. An dem Bache, der die Schlucht durchfließt, wuchsen mastige Individuen eines Milchlattichs (*Mulgedium Pancicii*), einer endemischen Pflanze des Dreiländergebietes.

Endlich treten wir aus dem Dunkel des Waldes in das Halbdunkel der Dämmerung hinaus. Wir sind über der Waldgrenze. Wenn schon ich nicht über eigene genaue Messungen verfüge, so gehe ich doch in der Annahme nicht fehl, dass die Waldgrenze durchschnittlich etwas tiefer liegt als in den Centralalpen und sich den im Jura bestehenden Verhältnissen nähert.

Ich lasse hier die maximalen Höhenverbreitungen der Bäume des bosnischen Nadelwaldes, die näherungsweise die Mittelwerte angeben sollen, im Vergleich zur Vertikalverbreitung in den Alpen folgen:

	Bosnien	Centralalpen	Schweiz. Jura
<i>Abies pectinata</i> . .	bis ca. 1200 m	ca. 1500 m	ca. 1300 m
<i>Abies excelsa</i> . .	bis ca. 1600 m	ca. 1800—2000 m	ca. 1400 m
<i>Picea omorica</i> . .	bis ca. 1600 m meist tiefer	—	—
<i>Pinus silvestris</i> . .	bis ca. 1200 m	ca. 1500 m selten und vereinzelt auf 1800 m	—
<i>Pinus nigra</i> . . .	bis ca. 1200 m	—	—
<i>Pinus leucodermis</i>	bis ca. 1650 m vereinzelt bis 1800 m	—	—
<i>Pinus Pumilio</i> . .	ca. 1700—1900 m	ca. 2000 m	—

Ueber Alpenwiesen führt unser Weg in kurzer Zickzacklinie uns auf einen der niederen Kämme. Wir stehen am Rande eines weiten Kessels, aus dessen Grund das dunkle Wasser eines kleinen Sees die ersten Reflexe des Mondes wirft, der hinter den Bergen aufsteigt. —

In Mitten eines mächtigen Felsenlabyrinthes schlugen wir am lustig prasselnden Feuer unser Nachtquartier auf. Den feuchten Boden in unserem Zelte belegten wir mit den Pflanzenpapieren und krochen in die Mäntel gehüllt frohen Mutes unter das schützende Dach. Eine angenehme Nacht verbrachten wir aber hier oben nicht. Dem schwülen Tage folgte eine empfindlich kalte Nacht. Zitternd vor Frost verließ ich mit Tagesgrauen das Zelt, um das Feuer neu zu nähren und die starren Glieder zu erwärmen.

Wir trennten uns am frühen Morgen, um in verschiedenen Richtungen botanisierend in kurzer Zeit die charakteristischen Pflanzen des Berges zu sammeln. In Begleitung unseres ungarischen Adlatus stieg ich die Weiden an der Nordseite des Sees in die Felsen hinan, um so die Kämme, die ihre wildzerrissenen Zacken uns Tags zuvor gezeigt hatten, zu erreichen. Bald über Trümmerhalden, bald über spärlichen Rasenwuchs, dann wieder durch Mulden, deren saftiges Grün uns verrieth, dass der schmelzende Schnee hier lange den Pflanzen Wässerung bot, kamen wir auf einen mehrere Quadratmeter großen Rasen-

platz in Mitten der Felstrümmer und Zacken, der uns weit über das Treskavicagebiet hinaus ein prächtiges Gebirgs panorama entrollte, ein Bild, in dem die wilde Zerrissenheit des Gesteins, das zu unbezwinglichen Felstürmen aufgebaut ist, mit dem düsteren Grün ausgedehnter Nadelwälder vereint ist, die am fernen Horizonte wie von blauem Duft übergossen scheinen.

Die Partie der Treskavica-Planina, die wir von unserem Standorte aus zu übersehen vermögen, stellt mehrere tiefe Mulden dar, Riesenkessel, in denen etagenartig übereinander liegend drei Seen sich befinden, ein größerer, der Jezero (See), in dessen Nähe unser Zelt stand; ein kleinerer, der Crno Jezero (Schwarzsee) und über ihm ein noch kleinerer, an dessen Stelle wegen der spärlichen Niederschläge jetzt nur ein mooriger Grund liegt, in dem nur hie und da ein Wassertümpel den der austrocknenden Kraft der Sonne widerstehenden Rest des kleinsten der drei Seen andeutet.

Von einem großartigen Felsenamphitheater werden sie umgeben, einem Kalk- und Dolomitenkranz, an dem die Verwitterung jene grotesken Gebilde hervorzauberte, die wir in allen Kalkgebirgen zu sehen gewohnt sind. Auf der Seite, die ich besuchte, verbreiteten sich die schmalen Felsengräte zu Mulden, die von einem außerordentlich dichten Krummholzbestande bedeckt sind. Nur mühsam von Ast zu Ast springend oder sich schwingend gelangen wir vorwärts. Dann öffnet sich mitten in diesem kaum durchdringbaren Gehölz ein außerordentlich üppiger Wiesenplan, in welchem der Alpenlattich überaus mastig gedeiht. Meterhohe Formen des gelben Enzian (*Gentiana lutea* var. *symphandra*), mastige Doldengewächse, so namentlich die wohlriechende Myrrhis wachsen hier in strotzender Vegetationskraft.

Die Vegetationsverhältnisse der Treskavica-Planina sind ziemlich genau das typische Bild der bosnischen Alpenflora.

Wer seit Decennien fast Jahr um Jahr bald dem bald jenem Gebirge der Centralalpen seine Besuche abstattete, wer sie bald im Schmucke ihres Frühlingsflores, bald in ihrem Sommerkleide sah, in dessen Vorstellung nimmt der Begriff Alpenflora allmählich eine fixe, an ganz bestimmte Arten anknüpfende Form an. Er verleiht ihm den Inhalt einer bestimmten Vegetationsform und vergisst, dass es ein geographischer Begriff ist, der gerade so gut einem bestimmten Wechsel unterliegt wie die orographischen und geologischen Verhältnisse der Alpenwelt. Wenn ihn dann ein günstiger Zufall in ein von seinem bisherigen Exkursionsgebiete weit entlegenes Alpenland führt, so kann es nicht ausbleiben, dass ihm dieses eine kaum geahnte Ueberraschung bereitet. Fremd mutet ihn zunächst die Pflanzenwelt, die ihm entgegentritt, an. Lange mag er seine Blicke über die Felsen, über die Matten schweifen lassen, bis er in dem ihm

fremden Vegetationsbild jene Arten oder einzelne derselben sieht, an welche seine Vorstellungen von der Alpenflora gebunden sind.

So war denn für mich der erste Besuch einer bosnischen Alp im Centrum Bosniens, als ich in Begleitung des Herrn Prof. Brandis in Travnik den Vlasic bestieg, mit dessen Flora uns schon Sándtner vor einem halben Jahrhundert vertraut gemacht hatte, reich an Ueberraschungen. Neuheiten, die ich wohl theils dem Namen nach, theils aus Herbarien kannte, traten mir hier nun in voller Lebenskraft entgegen. Das alte, liebgewordene Bild der Alpenflora aber, das sich mir aus meinen Beobachtungen in den heimischen Bergen gebildet hatte, zer-rann, fast muss ich sagen, in ein nichts.

Auf der Treskavica-Planina stand ich unter dem Eindrucke der gleichen Gefühle, freudiger, die jeden Botaniker ergreifen müssen, wenn er in eine ihm fremde Flora einen Einblick thun kann, und beengender zugleich, weil man sich in der fremden Umgebung nicht mehr leicht und rasch zurecht zu finden vermag.

Auf den Wiesen unter unserm Lagerplatz, wie an den Felsen sind es vor allem einige Schafgarben, die durch ihre Häufigkeit stellenweise den Charakter der Vegetation bestimmen. Wie man in unseren Alpen an gewissen Orten in reichlichen Massen die Iva oder das Wildfräuleinkraut (*Achillea moschata*) oder anderwärts wieder namentlich in angeschwemmten Sandablagerungen der Alpenbäche kleine Wiesen der dunkeln Schafgarbe (*A. atrata*), wieder anderwärts auf den Hochalpen die zwergige Schafgarbe (*A. nana*) in ihrem Wollenkleide in Unmassen von Exemplaren sieht, so begegnen uns auch hier auf Schritt und Tritt drei Arten ihres Geschlechtes. Sehr häufig tritt die *Achillea lingulata* auf, eine der Arten, die durch ganze Blätter ausgezeichnet sind. Sie fehlt den Alpen, auch den östlichen, kommt dagegen in den Dinarischen Alpen und von hier aus östlich und nördlich über die Alpen Bosniens, Serbiens und Montenegros verbreitet bis nach Transsilvanien und Galizien vor. Das Dreiländergebiet stellt also ihr Verbreitungscentrum vor, von dem aus sie in die Alpen der adriatischen Zone des Mittelmeergebietes nach Westen und anderseits auch in die Provinz der Karpathen ausstrahlt, ja in einer leichten Abänderung selbst dem Balkan sich zuwendet.

Von den beiden anderen Arten sehen wir die eine (*A. Clavenae*) fast überall, wo sich in den Ritzen der Gesteine ein Häufchen Humus gesammelt hat, den Platz behaupten. In weißseidenem Schmucke erglänzen ihre Blätter. Der ihre Blätter belegende seidene Filz ist wohl als eine Anpassungsform an die besonderen Standortsverhältnisse zu deuten. Wie unten in Narentathal, dem brennend heißen, dessen Vegetation den Charakter der mediterranen Flora zeigt, die wenigen Arten, welche in außerordentlicher Individuenzahl die jähnen Felsen bekleiden, — vor allem *Inula candida* — theils gegen die Insolation,

vor allem aber gegen die Nachteile zu starker Transpiration durch die dichte Bekleidung ihrer Transpirationsorgane geschützt sind, wie andere felsbewohnende Arten, wie *Sedum* und *Saxifraga*, in den fleischigen also mit Wasserreservoirren versehenen Blättern sich gegen zu weitgehende Wasserabgabe schützen, so dürfte auch diese *Achillea Clavenae*, die in den Spalten der Felsen nur durch die außerordentliche Entfaltung ihres Wurzelwerkes mit Mühe des nötigen Wassers teilhaftig werden kann, leicht also auch den Gefahren zu weitgehender Wasserabgabe ausgesetzt ist, in dem seidenglänzenden Sammt, der ihre Blätter kleidet, ein Schutzmittel gegen zu große Transpiration haben.

Die dritte ist die *A. abrotanoides* Vis, eine Art mit vielfach geteilten Blättern, die wenig über das Dreiländergebiet hinausgeht. Von jenen alpinen Arten unserer heimischen Berge ist keine auf dem bosnischen Gebirgsstock sesshaft.

Eine andere Art, die ebenfalls sehr häufig hier vorkommt, ist ein Leimkraut (*Silene Sendtneri* Biss.), die in dem Dreiländergebiete endemisch ist. Vereinzelt nur treffen wir noch blühende Exemplare der rosenblütigen Schwarzwurzwurze (*Scorzonera rosea*), vereinzelt eine endemische in ihrer Verbreitung auf einige bosnische Alpen beschränkte Orchidee (*Orchis bosniaca*), eine nahe Verwandte unserer *O. latifolia*, dem breitblättrigen Knabenkraut, das in den Sumpfwiesen der Ebene häufig ist.

Einer anderen großen Seltenheit, die das Auge des Laien kaum der Beachtung wert hielte, möge ebenfalls gedacht sein, eines schmucklosen Wegetrittes (*Plantago reniformis*), der in unserem Breitwegereich einen näheren Verwandten hat. Auch dieser nierenblättrige Wegetritt ist eine endemische Art. So häufig er hier oben in den Alpenwiesen des Treskavica ist, wurde er bisher auch in Bosnien nur an wenigen anderen Stellen gefunden. Eine außerordentlich zierliche Pflanze ist eine Vertreterin des Geschlechtes der Glockenblumen, die kugelige Jasonsblume (*Jasione orbiculata*), deren blaue Blütenköpfchen an den niedern Standorten zum Teil eben am Abblühen sind, eine seltene Pflanze, die aus dem Dreiländergebiet nach Albanien und Macedonien ausstrahlt.

Von dem Geschlechte der Enziangewächse, das wir so sehr gewohnt sind als Schmuck der Alpenmatten zu sehen, sind es zwei Arten, die ihr sattes Blau mit der Wiese Grün mischen, die große Blumenglocke des stengellosen Enzian (*Gentiana acaulis*) und eine Art, die wir auf den ersten Blick für frühzeitig geborene Kinder unserer Herbstflora, den deutschen Enzian, nehmen möchten. Bei genauerem Zusehen entpuppt sie sich aber als etwas ganz anderes. Der krause Kelch, der die Blumenkrone einfasst, lässt uns in ihr den krausen Enzian (*Gentiana crispera*) erkennen, eine Art, die südlich nach den Bergen Montenegros und westlich nach Dalmatien ausstrahlt.

In den Felsentrümmern, die den turmartigen Spitzen des Berges vorgelagert sind, treffen wir ebenfalls eine Art, *Drypis spinosa*, die ihre Verwandten in südlicheren Gebieten hat. Daneben finden sich in großer Zahl *Edraeanthus*-Arten, polsterartige Pflanzen aus der Familie der Glockenblumengewächse, die die Felsen in ähnlicher Weise bekleiden, wie bei uns etwa die Polster der *Silene acaulis*.

Diese wenigen Arten gehören zu den durch ihre Häufigkeit den Charakter dieser Alpenflora bestimmenden. Sie zeigen uns, welcher frappanter Unterschied zwischen der Vegetation dieser Alpenwelt und unserer heimischen besteht.

Wohl wechselt auch in der Alpenkette das Bild der Pflanzenwelt in mehr oder weniger bedeutendem Maße, wenn wir sie vom Osten nach dem Westen durchwandern. Pflanzen der Ostalpen fehlen dem Centrum, fehlen dem Westen. Und andere wieder, die aus dem Osten her ausstrahlend das Centrum erreichten, fehlen doch dem Westen, wie ja auch umgekehrt westliche Arten wohl das Centrum erreichten, nicht aber den Osten. So finden wir, um nur eine der vielen Familien der Alpenpflanzen zu erwähnen, von den 34 Primulaceen, die die Alpen bewohnen, 8 nur in den östlichen Alpen, 1 nur in den Centralalpen, 4 nur in den westlichen Alpen und 12 nur, also nur $\frac{1}{3}$, über die ganzen Alpen verbreitet. Wenn also auch viele Pflanzenarten aufzuzählen sind, die je nur in einem Teile der Alpen gefunden werden, so ist doch ein gemeinsamer Zug, der die verschiedenen Alpengebiete, selbst weit auseinanderliegende, miteinander verbindet, nicht zu leugnen. Christ's Statistik¹⁾ entnehme ich folgende Angaben: Von der Gesamtzahl der 693 Arten besitzen die Ostalpen 589, die Westalpen 531, die Mittelalpen 398, die Karpathen 380 und die Pyrenäen 339. Von den 380 Arten der Karpathen durchlaufen die ganze Alpenkette bis in die Westalpen 304 Arten d. h. 80%. 51 Arten bleiben in den Ostalpen stehen, d. h. 13%. Vergleichen wir die eigentliche Alpenkette in ihren verschiedenen Teilen, so finden wir, dass 128 Arten von 589 allein in den Ostalpen und 86 von 531 allein in den Westalpen vorkommen, während die Centralalpen nur 6 Arten aufweisen, die den Ost- und Westalpen fehlen. Von den 339 Alpenarten der Pyrenäen endlich sind 289 Arten durch die ganze Alpenkette verbreitet.

Nicht die Ungleichartigkeit bestimmt also in diesen verschiedenen Gebieten den Eindruck, sondern die große Gleichartigkeit. Felder von Alpenrosen wechseln im Westen wie im Osten unserer Alpen mit Matten und Felsen und quelligen Wiesen. Die große weiße bisweilen violett angehauchte oder schwefelgelbe Blume der Alpenanemone, die Dolden der narcissenblütigen Anemone decken mit Läusekrautarten

1) Christ, Ueber die Verbreitung der Pflanzen der alpinen Region der europäischen Alpenkette.

von roter und gelber Farbe die Wiesen. Die Bäche fasst eine üppige Vegetation des reichblütigen eisenhutblättrigen Hahnenfußes ein, der auf den Hochalpen zu einem kümmerlichen armblütigen Pflänzchen wird, während neben ihm dem Boden eng sich anschmiegend, den eben noch die schützende Schneedecke berührte, das mastige Kraut des weiß- und rotblühenden Gletscherhahnenfußes blüht. Dem fliehenden Schnee gibt das niedliche Alpenglöcklein (*Soldanella alpina*, *S. pusilla*) das Gefolge. Wieder an anderem Orte, den auch vor kurzem erst der sommerliche Strahl der Sonne zum Leben erweckte, kleiden das dunkle Grau der entblößten Erde die kleinen weißen Blüten und fettglänzenden Blätter des Alpenhahnenfußes. An verborgener Stätte im Schutze eines Alpenrosenstrauches oder überhängender Felsen entfalten sich die kleinen gelben Blüten des zweiblütigen Veilchen (*Viola biflora*); im Gerölle der Alpen grünen und blühen die großblumigen Veilchenarten (*V. calcarata*, *V. lutea*), blüht das zierliche Alpenleinkraut, erblühen der kriechende *Sieversia* goldene Blütensterne. Wo hoch über den Alpenrosenfeldern die spärliche Matte mit den Fels sich verbindet, wo dunkelrot blühende Saxifragen (*S. oppositifolia*, *S. biflora*) dem verwitterten Felsen dicht angeschmiegt fast die letzten Vertreter der Blütenpflanzen ihre Heimat haben, da erhebt sich aus dem seidenglänzenden zottigen, weißen Polster die liebliche bescheidene Blume des Himmelsherold (*Eritrichium nanum*), das Vergissmeinnicht des höchsten Hochgebirges, da blühen die zierlichen Blumen des Gletschermannsschildes (*Androsace glacialis*), da ist der Zwerg unter den Weiden heimisch.

So ist es also ein durchaus anderes Vegetationsbild, das wir auf unseren Alpen sehen. Nicht, dass keine ihrer Arten, in den Gebieten der bosnischen Alpen sich fänden. Unserer Alpen häufigste Gräser, ich erinnere z. B. an das Alpenrispengras (*Poa alpina*), an Schwingelarten (*Festuca Halleri*, *F. violacea*), an das Nardgras (*Nardus stricta*) etc., grünen auch auf den Alpen Bosniens. Die wüzig duftende schwarzbraune Aehre des Männertreu (*Nigritella angustifolia*), die narcissenblütige Anemone, das Brillenkraut (*Biscutella laevigata*), unsere *Viola biflora*, die große Aстранtie (*Astrantia major*), der Alpenfrauenmantel (*Alchemilla alpina*), *Gentiana lutea*, das quirlblättrige Läusekraut (*Pedicularis verticillata*), die Bartsie (*Bartsia alpina*), die wüzig *Arnica* bewillkommten uns hier, als wären sie eben so viele Grüße aus unseren heimischen Bergen. Aber alle diese Arten vermögen nicht das Gesamtbild zu bestimmen. Sie sind untergeordnetere Züge, die nicht hinreichen um die Aehnlichkeit mit unserer Alpenflora als ersten Eindruck erstehen zu lassen.

Wie ist nun diese tiefe Verschiedenheit zwischen der Alpenflora der bosnischen Gebirge und unserer Alpen entstanden?

Sie hat zweifellos in der ungleichen Entstehung beider Floren ihre Ursache.

Dreierlei Elemente setzen in der Hauptsache die Flora der Alpen zusammen. Der eine Teil hat in den Alpen altes Heimatsrecht. Ihn bilden die alpinen Arten im engern Sinne des Wortes. Der andere besteht aus jenen Elementen, welche während der Glacialzeit aus dem ferner Osten, namentlich dem Gebiete des Altaigebirges westwärts wandern konnten und in den die weit ins Land hinausgehenden Gletscher umsäumenden Torf- und nassen Wiesengründen zusagende Lebensbedingungen fanden. Es sind die arktisch-alpinen Pflanzen. Als die Gletscherwelt, die in den Findlingen die Spuren ihrer einstigen Größe in den Thälern zurückließ, sich wieder langsam ins Gebirge zurückzog, da folgten ihr nicht nur jene Pflanzenarten, die einst mit ihnen ins Thal hinuntergestiegen waren, sondern auch jene asiatischen Einwanderer, die hauptsächlich in den feuchten, nassen Matten, die der schmelzende Schnee und die Gletscherbäche speisten, ihr Lebenselement fanden. Wie diese Arten einer östlichen Flora westwärts drangen und in neuen pflanzengeographischen Provinzen sich niederließen, so zogen sie auch nordwärts, circumpolar sich ausbreitend, um die spärliche Erde, die beim Rückgang der nordischen Gletscher zu nacktem Boden wurde, zu kleiden. So ist also dieser Teil unserer heutigen Alpenpflanzen durch das Band gemeinsamer Herkunft mit dem circumpolaren Pflanzengürtel der arktischen Zone verknüpft. Das dritte Glied besteht aus mediterranen Arten, Pflanzen, denen wohl auch die Glacialzeit die Wanderung aus der mediterranen Gebirgswelt in die Alpen ermöglichte.

Eine erste hervorragende Differenz zwischen der Zusammensetzung der Flora der Alpenkette und der bosnischen Alpen besteht nun in dem ungleichen Anteil, den die arktisch-alpinen Pflanzen an der Zusammensetzung der Flora nehmen. Sie ist hauptsächlich negativ wirksam, indem sie uns auf den bosnischen Alpen häufige Arten unserer Alpen vermissen lässt. Aus nachfolgenden Zusammenstellungen, in welcher wir die artenreichen Familien mit einander vergleichen, mag sich dieser Unterschied ergeben.

(Siehe nächste Seite.)

Es sind in dieser Zusammenstellung für Bosnien alle jene Arten nicht mitgezählt, welche nur ihrer bedeutenden vertikalen Verbreitung wegen als Bewohner der Alpen erscheinen, ihr Hauptverbreitungsgebiet aber in der montanen und subalpinen Region haben.

Nach Christ gehören von den 697 Arten der Alpen 271 auch dem hohen Norden (Island mit eingerechnet) an, d. h. 38%. Nach unserer Zusammenstellung finden wir (unter Berücksichtigung des oben erwähnten Abzuges) auf den bosnischen Alpen 357 Arten. Von diesen sind der Gruppe der arktisch-alpinen 45 Species, d. h. 13% zuzurechnen.

Die Gegenüberstellung der Floren zweier räumlich so sehr ungleicher Gebiete möchte vielleicht als wesentliche Ursache dieser Differenzen aufgefasst werden. Ich füge deshalb vergleichsweise noch

	Bewohner der Alpen	Davon arktisch- alpin.	in %	Bewohner der bosnisch. Alpen	Davon arktisch- alpin.	in %
Ranunculaceen . .	26	3	12	15	2	13
Cruciferen . . .	50	7	14	25	1	4
Silenen	17	2	12	13	1	8
Alsinen	31	9	29	18	3	17
Papilionaceen . .	28	7	25	13	1	8
Rosaceen	20	6	30	18	4	22
Saxifrageen . . .	44	10	23	16	3	19
Umbelliferen . . .	19	2	10	12	0	0
Compositen . . .	114	13	12	58	6	10
Campanulaceen . .	24	1	4	6	0	0
Gentianeen . . .	23	3	13	7	0	0
Scrophularieen . .	38	7	18	27	5	18
Labiaten	10	0	0	7	0	0
Primulaceen . . .	34	4	12	6	0	0
Polygoneen . . .	5	2	40	5	2	40
Salicineen	15	12	80	4	1	25
Juncaceen	16	10	63	3	1	33
Cyperaceen	36	21	60	9	4	44
Gramineen	36	8	22	20	5	25
	576	127	22%	282	39	14%

2 Gebiete an, die teils ihrer Größe nach, teils nach der Zahl der Arten sich unserem bosnischen Alpengebiet sehr nähern, nämlich die Centralalpen und die Karpathen. Von den 395 Species jener sind 146 Arten, d. h. 37% arktisch-alpin, von den 380 Species der Karpathen 101 d. h. 27%.

Die erheblich schwächere Entwicklung des arktisch-alpinen Florenelementes der Alpen ist also in der That ein wenn auch negativer Charakter der bosnischen Alpenflora.

Die Ursache dieser Erscheinung ist wahrscheinlich ebenso sehr in den physikalischen Lebensbedingungen, die die Alpenpflanzen in Bosnien und der Herzegowina finden, begründet, wie in dem historischen Momente der Pflanzenwanderung.

Christ macht l. c. darauf aufmerksam, und jeder aufmerksame Beobachter der Alpenpflanzen muss dem beipflichten, dass jene nordisch-alpinen Arten, die sich von Asien aus so weit über die Polarländer und die Gebirge erstreckt haben, fast durchweg solche sind, welche an stark befeuchtete Stationen gebunden sind, während die große Mehrzahl der rein alpinen Arten dem trockenen Felsen angehörten. Nun sind aber tatsächlich die Alpen der bosnisch-herzegowinischen Gebirge sehr wasserarm.

Ein zweites Moment, welches den Charakter der bosnischen Alpenflora im Vergleich zu jenem unserer Alpen bestimmt, ist in dem Vor-

handensein eines den Alpen fehlenden Florenelementes zu suchen. Nicht weniger aber als ein volles Drittel der Alpenflora Bosniens besteht aus Arten, die den Alpen fehlen.

50% ihrer Arten haben die bosnischen Gebirge mit der Flora der Alpen gemein.

Wenn uns die Pflanzenstatistik über die gegenseitigen Beziehungen zweier pflanzengeographischer Provinzen die beste Auskunft gibt, wenn sie das Fundament ist, auf welches die Geschichte der Flora eines Gebietes aufgebaut werden muss, so kann anderseits nicht stark genug betont werden, dass man sich wohl hüten muss, aus ihr das pflanzenphysiognomische Bild eines Florengebietes zu rekonstruieren. In der Pflanzenstatistik zählt jede Art gleich. Die Pflanzenphysiognomie aber wird nicht durch die Zahl der Arten, sondern durch die Zahl der Individuen bestimmt. Wenn in einem Gebiete neben 100 seltenen Arten 10 Species sich finden, welche in ganz bedeutender Individuenzahl vorkommen, so werden jene, trotzdem sie statistisch das zehnfache repräsentieren, unter Umständen als physiognomische Elemente nicht zur Geltung kommen.

Man darf also in unserer Angabe, dass ca. $\frac{2}{3}$ der Arten (nordisch-alpine und alpine) der bosnischen Alpen mit der Flora der Alpenkette übereinstimmen, dass dagegen das die bosnische Flora von der Alpenflora unterscheidende Elemente nur 35% der bosnischen Alpenflora ausmacht, nicht einen Widerspruch zu unserer physiognomischen Schilderung finden, in welcher wir den fremdartigen Eindruck der Flora so sehr betonten.

Darin liegt nun eben eine Eigenartigkeit, die in der Pflanzenstatistik nicht ausgedrückt werden kann, dass dieser 3. Drittel durchschnittlich in ungleich größerer Individuenzahl repräsentiert wird, als die den Alpen und den bosnischen Bergen gemeinsamen Elemente, dass er also vorzüglich das die Physiognomie bestimmende Element ist.

Fragen wir, um unser Bild der bosnischen Alpenvegetation zum Abschluss zu bringen nach den pflanzengeographischen Beziehungen dieses Drittels, so lässt sich darauf folgende Antwort an Hand der Pflanzenstatistik geben. Circa $\frac{2}{3}$ dieser Arten findet sich auch in den benachbarten dinarischen Alpen. Sie können also als Bestand der alpinen Flora des mediterranen Florengebietes aufgefasst werden und zwar speziell der adriatischen Zone. Es mag hier schon bemerkt werden, dass für einen Teil dieser Arten allerdings die Umkehrung vielleicht das Naturgemäßere trifft, d. h. dass sie als Ausstrahlung der Alpenflora des Dreiländergebietes — Bosnien incl. die Herzegowina, Serbien und Montenegro — aufzufassen ist. Die endgiltige Entscheidung dieser Frage behalten wir einer Spezialuntersuchung vor, die zur Zeit noch nicht zum Abschluss gekommen ist. Die bleibenden $\frac{1}{3}$ bestehen teils aus Ausstrahlungen südlicherer und östlicherer Floren-

gebiete, vor allem aber auch aus einem starken Kontingent endemischer Arten Bosniens oder des Dreiländergebietes. —

Glühend brannte die Sonne, als wir über die steilen von kleinen Felsbändern durchzogenen Grashalden hinuntergingen; erschlaffend wirkte die Mittagsglut und schuf eine Apathie, wie ich sie bisher auf keiner meiner Exkursionen empfand. Das Auge schaute nicht mehr nach Pflanzen aus; es suchte eine Quelle zu erspähen, die uns unseren brennenden Durst löschen ließ. Und, den Abstanten, die des Wassers Tugenden preisen und besingen, sei es zugestanden, ich erinnere mich in der That nicht je einen köstlicheren Trunk getrunken zu haben, als wie nach langem Suchen das Bächlein ihn spendete, das wahrscheinlich der unterirdische Abfluss des Crno Jezero in den Jezero ist.

Was ist ein Keimblatt?

Von Dr. F. Braem in Breslau.

(Fortsetzung.)

In ihrer „Cölomtheorie“¹⁾ haben die Brüder Hertwig betont, dass man unter dem landläufigen Begriffe des Mesoderms zwei morphologisch ganz verschiedene Dinge zusammenzufassen pflege. Man verstehe darunter „embryonale Zellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter zu liegen kommen“, also einerseits jene Schichten, welche bei den Chätognathen, Brachiopoden, Anneliden, Arthropoden und Wirbeltieren die Leibeshöhle auskleiden und, wie die primären Keimblätter selbst, „durch einen Einfaltungsprozess in das Leben gerufen worden sind“, und andererseits Zellen, welche nach Art des mittleren Parenchyms der Bryozoen (?), Rotatorien, Plathelminthen und Mollusken „nicht epithelial angeordnet und nicht eingefaltete Epithelschichten sind“, sondern „vielmehr aus dem epithelialen Verbands als Wanderzellen ausscheiden, um zwischen den die Form bestimmenden Keimblättern oder den epithelialen Begrenzungsschichten eine Füllmasse zu bilden, welche die verschiedensten Funktionen verrichten kann, ursprünglich aber wohl hauptsächlich als ein Stützorgan gedient hat“. Es sei demnach nötig, die alte Definition aufzugeben und sie entsprechend jenen beiden Unterabteilungen durch zwei neue, schärfere Begriffe zu ersetzen. Das epitheliale, durch Faltung sich bildende Mesoderm wird als „Mesoblast“, das aus zerstreuten Wanderzellen entstehende als „Mesenchym“ bezeichnet. Auf Grund dieser Unterscheidung werden sämtliche Metazoen mit Ausnahme der Cölenteraten in zwei große Stämme eingeteilt, in die Enterocölrier als Tiere mit Mesoblast, und in die Pseudocölrier als Tiere, die bloß Mesenchym besitzen.

Unzweifelhaft ist diese Auflösung des alten Mesodermbegriffes morphologisch gerechtfertigt. Die beregten Unterschiede in Form und

1) A. a. O., besonders S. 118 ff.

Bildung der mittleren Gewebe sind thatsächlich vorhanden. Die Cölomtheorie ist einer der wenigen Fälle, wo man versucht hat, in der Durchführung morphologischer Prinzipien auf einem bestimmten Gebiete konsequent zu sein.

Es soll hier nicht ausgeführt werden, wie unbefriedigend dieser Versuch gleichwohl geblieben ist; wie viele Schwierigkeiten sich ihm entgegenstellten; was für Gewaltthaten er nötig machte; und dass er der Willkür jedes Thor öffnet. Nur vermöge einer gewaltsamen Umdeutung der Thatsachen konnten die Anneliden, deren Mesoderm durch zwei isolierte, dem Blastula-Epithel entstammende Zellen angelegt wird, zu den Enterocöliern gerechnet werden, während die Definition klar besagt, dass „embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden“, „Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms“ seien. Das Mesoderm der Süßwasserbryozoen, das für ein Mesenchym gehalten wird, bildet ein so schönes Epithel, als man nur fordern kann. Auch wurde bereits erwähnt, dass das Mesenchym der Turbellarien nicht sekundär aus dem Verbande der primären Keimblätter, sondern dass umgekehrt die primären Keimblätter aus dem Verbande des Mesenchyms ausscheiden, insofern dieses lediglich den Rest der indifferenten Embryonalzellen darstellt, aus denen die primären Keimblätter selbst ihre Entstehung nehmen. Alles das soll hier nur beiläufig erwähnt werden, aber es genügt, um befürchten zu lassen, dass durch die Einführung der beiden neuen Begriffe die Schwierigkeit der Begriffsbestimmung nicht verringert, sondern im Gegenteil verdoppelt worden ist.

Nun aber erhebt sich die folgende Frage: Wenn es aus morphologischen Gründen notwendig war, das Mesoderm in zwei besondere Gruppen aufzulösen und eine diphyletische Entwicklung der Mesodermtiere anzunehmen, warum war das nämliche für das Entoderm und die Gasträden nicht auch notwendig? Genau dieselben morphologischen Differenzen, die bei der Mesodermbildung zu Tage treten, sind ja auch bei der Bildung des Entoderms zu verzeichnen. Wie das Mesoderm durch Faltung epithelialer Schichten entstehen kann, so kann auch das Entoderm durch Einstülpung des Keimblasenepithels seinen Ursprung nehmen. Und wie das Mesoderm andererseits von Zellen gebildet werden kann, welche einzeln den epithelialen Verband der primären Keimblätter verlassen (s. Fig. 2), so kann auch das Entoderm durch polare Einwucherung (s. Fig. 1) und durch Delamination angelegt werden. Warum soll, was dem Mesoderm recht ist, nicht dem Entoderm billig sein?

Lange, bevor die Cölomtheorie in der Hertwig'schen Fassung ins Leben trat, hatte Ray Lankester¹⁾ trotz des damals herrschen-

1) Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quart. Journ. of Microsc. sc., Vol. XVII (1877), p. 416 ff.

den Mangels an Thatsachen auf die Konformität in der Bildungsweise der ento- und mesodermalen Gewebe hingewiesen. Er hatte die Delamination mit der Mesenchymbildung und die Invagination mit der Mesoblastbildung in Parallele gestellt. Damals konnten noch Zweifel hinsichtlich der Durchführbarkeit dieser Parallele gehegt werden. Heute, wo die Beispiele für die Delamination sich gehäuft haben, und wo durch die Fälle der unipolaren Einwanderung des Entoderms die Lücken ergänzt sind, ist kein Zweifel mehr möglich.

So stellt die Cölomtheorie bei all ihrer Konsequenz eine der schreiendsten Inkonssequenzen dar, zu welchen die morphologische Auffassung der Keimblätter überhaupt führen konnte.

Und weshalb war diese Inkonssequenz nicht zu vermeiden? Weshalb musste man Abstand nehmen, dasselbe Prinzip, das die Spaltung des Mesodermbegriffes notwendig machte, auch auf das Entoderm und die Gastrulation anzuwenden? Vielleicht, weil man vor einem bestehenden Dogma zurückwich. Wahrscheinlicher aber, weil man sich scheute, ein physiologisch so bestimmt charakterisiertes Keimblatt wie das Entoderm, aus morphologischen Gründen aufzulösen und zu zerpfücken.

Man mag es versuchen, wo und wie man will: Der physiologische Grundbegriff der Keimblätter kann wohl erkannt, aber er kann nicht zerstört werden. Wider Willen muss man ihn gelten lassen. Jeder Angriff zeigt nur um so deutlicher seine Notwendigkeit.

Angesichts des Formenreichtums, den die Entwicklungsgeschichte erschließt, ist die Morphologie genötigt, zu schematisieren. Sie sucht einen Halt, um sich nicht im Unendlichen zu verlieren. Sie bedarf eines festen Standpunktes, um im Wechsel das Bleibende zu erkennen. Aber inmitten des Wechsels der Form kann die Form nicht das Bleibende sein. So ist das Gastrula-Schema, welches die Morphologie konstruiert, seinem Wesen nach keine bestimmte Form, sondern es ist das Symbol eines Zustandes, in dem die Organsysteme des Körpers sich nach zwei Richtungen hin, nach der animalen und nach der vegetativen, gesondert haben. Bezüglich des morphologischen Verhaltens kommt es lediglich darauf an, dass die Vertreter dieser beiden Richtungen, die primären Keimblätter, in einen erkennbaren Gegensatz zu einander getreten sind, und zwar nicht bloß histologisch, sondern der Lage nach. Insofern ist also die Morphologie von Bedeutung, aber ihre Bedeutung ist eine rein sekundäre. Nicht weil eine Zellgruppe innen liegt, ist sie das vegetative Keimblatt, sondern wenn das vegetative Keimblatt innen liegt, ist das Gastrulastadium gegeben. Das Keimblatt ist durch die Qualität der Organe charakterisiert, die es bildet; aber das Gastrulastadium konstatieren wir erst, wenn die Zellmasse, aus der diese Organe entspringen, auch eine gewisse Lage hat. Wie das Keimblatt in seine Lage gelangt ist, ob

durch Delamination oder polare Einwucherung oder durch Einstülpung, oder ob es dieselbe von vornherein behauptet hat (Tricladen), ist völlig gleichgiltig. Gleichgiltig ist auch, zu welcher Zeit der Gegensatz zwischen der animalen und der vegetativen Zellmasse morphologisch hervortritt, ob vor oder nach der Isolierung des Mesoderms, ob mit einem Mal oder in mehrfacher Wiederholung: Ueberall, wo wir den physiologischen Begriff der primären Keimblätter auf wenigstens zwei verschiedenen gelagerte Zellgruppen zu beziehen vermögen, sind für uns die Bedingungen der Gastrulation erfüllt. So ist der physiologische Wert der Keimblätter das Mittel, wodurch wir die morphologischen Zustände selbst abschätzen, er ist das Bleibende in der Flucht der Erscheinungen. Es ist eine Sache für sich, ob wir die Variationen der Form auf ein phylogenetisches Urbild zurückführen wollen, das im Geheimen bewahrt bleibt. Denn erst durch die Anwendung des physiologischen Maßstabes wird uns die Erkennung derjenigen Variation möglich, welche wir aus jenem Urbilde entstanden zu denken haben. Kein Morpholog würde wissen, was im gegebenen Falle eine Gastrula ist (vergl. Fig. 1 und 2), wenn er nicht wüsste, welche Funktion die einzelnen Teile der vorliegenden Form haben. Erst wenn er weiß, welcher physiologische Wert den Teilen zukommt, ist er im Stande, die Form zu deuten. Dann erst erkennt er in ihr jenes Urbild, welches als „Stamm-Mutter Gasträa“ ehemals wirklich war. Die Form ist nicht die Ursache seiner Erkenntnis, sondern der Gegenstand dieser letzteren. —

Es hat natürlich nicht fehlen können, dass diejenigen Forscher, welche sich um die Keimblattlehre bemüht haben, gelegentlich auch des Gegensatzes gewahr wurden, in dem die morphologische und die physiologische Auffassung der Keimblätter stehen. So haben O. und R. Hertwig ihre Aktinien-Arbeit¹⁾ mit einem Kapitel über „die Homologie der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Gewebebildung“ beschlossen. Ihrem morphologischen Standpunkte gemäß kommen sie zu dem Resultat, dass die Keimblätter „weder organologische, noch . . . histologische Einheiten“ sind, sondern dass sie lediglich durch ihr Lageverhältnis charakterisiert sind. Was es mit dem letzteren für eine Bewandnis hat, ist bereits zur Genüge erörtert worden. Wir wollen hier nur die Argumente ins Auge fassen, welche gegen die organologische Bedeutung der Keimblätter ins Feld geführt werden. Es sind ihrer zwei. Erstens werden die Geschlechtsprodukte von verschiedenen Keimblättern gebildet, z. B. bei manchen Cölenteraten von dem Ektoblast, bei anderen von dem Entoblast. Zweitens verhalten sich die primären Keimblätter verschieden in Bezug auf die Muskelbildung. Bei den kraspedoten Medusen entwickelt „die Körpermuskulatur sich aus dem äußeren Keimblatt, bei den Anthozoen

1) Jen. Zeitschr., Bd. XIV (1880), S. 69 ff.

dagegen vorzugsweise [!] aus dem inneren Keimblatt“. „Aus diesen Thatsachen geht klar hervor, dass innerhalb der einzelnen Tierabteilungen die Keimblätter sich organologisch ungleichartig differenziert haben“.

Wir sehen zunächst, dass hier nur auf solche Bildungen hingewiesen wird, welche bei den höheren Tieren morphologisch dem Mesoderm angehören, auf Geschlechtszellen und Muskeln. Als Beispiele werden nur solche Tiere gewählt, welche „kein eigentliches Mesoderm“ besitzen, nämlich nur Cölenteraten. Wir haben also von vorn herein die Genugthuung, dass die organologischen Differenzen sich nicht auf die wesentlichen Eigenschaften der primären Keimblätter erstrecken, sondern nur auf die, welche in dem mittleren Keimblatte ihren legitimen Vertreter finden; so dass, wenn das mittlere Keimblatt selbständig geworden ist, das schwankende Element im Charakter der primären Keimblätter beseitigt und die organologische Bestimmtheit derselben hergestellt ist.

Nun hat ja das Mesoderm gerade den Morphologen viele Sorgen bereitet. Nicht nur, dass es unter mannigfaltiger Form und zu verschiedenen Zeiten seine Entstehung nimmt, auch der Ort, an dem es entspringt, wechselt beständig. Bald scheint es dem inneren, bald mehr dem äußeren Gastralblatte anzugehören, bald liegt es auf der Grenze von beiden. Vom physiologischen Standpunkte aus ist das minder befremdlich. Das mittlere Keimblatt umfasst Organsysteme, die ihrer Funktion nach etwa die Mitte halten zwischen vegetativen und animalen Organen. Die Differenzierung dieses Keimblattes erfolgt daher meistens erst dann, wenn die anderen beiden Blätter schon kennbar geworden sind, sei es morphologisch oder nur histologisch. Die Extreme bereiten sich früher vor als die weniger scharf charakterisierten Richtungen: So finden die letzteren ihren Ausdruck in dem Mesoderm als dem sekundären Keimblatte, die ersteren im Ekto- und Entoderm als den beiden primären Keimblättern. Steht nun das Mesoderm hinsichtlich seiner physiologischen Qualität auf der Grenze zwischen dem animalen und dem vegetativen Blatte, so wird es zu einer Zeit, wo es noch nicht als selbständiges Ganzes erschienen ist, also noch in den primären Blättern selbst enthalten sein muss, weder dem einen noch dem anderen von ihnen ausschließlich angehören, sondern gleichsam das Tertium comparationis zwischen beiden bilden. Es wird daher zu erwarten sein, dass im Cölenteratenstadium sowohl das Ektoderm als auch das Entoderm an den Funktionen beteiligt ist, welche wir sonst allein dem mittleren Blatte übertragen sehen, und es wird nicht überraschen, wenn in der einen Cölenteratengruppe dieses, in der anderen jenes Keimblatt den mesodermalen Charakter stärker zum Ausdruck bringt. Immer wird ja, wo eine Differenzierung Platz greift, zugleich eine Indifferenz in Bezug auf diejenigen Organe

fortbestehen, die in dem gegenwärtigen Differenzierungskreise nicht unmittelbar morphologisch gegeben sind, wie etwa im embryonalen Ektoderm eine Indifferenz in Bezug auf die Haut und die Nerven und in dem primären Nervenrohr eine Indifferenz in Bezug auf Gehirn und Rückenmark herrscht. So dass denn auch die im Cölenteratenstadium vorkommenden Schwankungen nicht gegen die physiologische Bestimmtheit der primären Keimblätter zeugen können, weil sie sich nur auf die Charaktere des dritten, noch nicht differenzierten Keimblattes erstrecken, d. h. lediglich solche Dinge betreffen, welche den primären Keimblättern als *ἀδιάφορα* anhaften und für das Wesen derselben von keiner Bedeutung sind. Niemand wird doch wohl daran denken, eine fragliche Keimschicht deshalb für ektodermal oder entodermal zu erklären, weil sich in ihr die Geschlechtsprodukte oder die Muskeln entwickeln.

Die physiologische Auffassung der Keimblätter ist also weit entfernt, an der Mesodermfrage zu scheitern. Sie dürfte vielmehr sogar in der Lage sein, der Morphologie in dieser Beziehung zu Hilfe zu kommen, insofern nämlich, als sie in der physiologischen Zwitterstellung des Mesoderms einerseits einen Grund nachweist für dessen späteres Auftreten, andererseits aber auch einen Grund für die verschiedene Abstammung und die mannigfaltigen Bildungsweisen desselben.

Ist das Mesoderm bezüglich seiner Funktion ungefähr gleich verschieden vom animalen wie vom vegetativen Keimblatte, so wird es in den Fällen, wo die animalen und vegetativen Elemente des Embryo bereits deutlich differenziert sind, am leichtesten da entstehen können, wo der Charakter der Zellen noch zweifelhaft ist, also auf der neutralen Grenze der beiden primären Keimblätter, in der Nähe des Gastrulamundes. Hier sind die Zellen streng genommen weder Ekto- noch Entoderm, weder animal noch vegetativ. Sie haben hier den indifferenten Zustand der Blastulazellen bewahrt und sind daher am geeignetsten, das dritte Keimblatt, das weder Ekto- noch Entoderm ist, hervorzubringen. Hier ist demnach der Ort, wo wir die eigentliche Geburtsstätte des Mesoderms zu suchen haben.

Je stärker nun die histologische Differenz des animalen und des vegetativen Teiles der Gastrula ausgeprägt ist, um so enger wird auch zugleich das Gebiet der neutralen Zellen sein, nur wenige Zellen werden als nahezu indifferent gelten können und diese wieder werden möglichst genau an der Stelle liegen, wo die beiden Blätter der Gastrula in einander übergehen. Hieraus folgt zweierlei. Das Mesoderm wird nicht in Form einer voluminösen Falte, die ein reichliches Material an Zellen voraussetzen würde, entstehen, sondern einige wenige Zellen werden aus dem Verbande der primären Keimblätter heraus- und in die Furchungshöhle hineintrücken. Zweitens werden die Mesodermkeime ziemlich genau am Gastrulamunde, auf der neutralen Grenze der pri-

mären Keimblätter ihren Ursprung nehmen. Dieses Verhältnis zeigt sich am deutlichsten da, wo das Mesoderm, wie bei Anneliden und Lamellibranchiaten, durch zwei einzelne Zellen begründet wird.

Wenn dagegen die histologische Differenzierung der primären Keimblätter in Folge der gleichmäßigeren Verteilung des Dotters im Ei nur ganz allmählich von Statten geht, dann wird im Gastrulastadium die Zahl der neutralen Zellen viel größer sein, und es wird zwischen den beiden physiologischen Polen des Embryo eine breite Zone gelegen sein, deren Elemente wenig oder garnicht von einander verschieden sind. Diese Zone wird also nicht mehr auf das Gebiet des Blastoporus beschränkt sein, sondern sie wird nach beiden Seiten auf die morphologisch unterscheidbaren Keimschichten übergreifen, einerseits auf das äußere, andererseits auf das innere Blatt der Gastrula. Unter diesen Umständen wird das Mesoderm am einfachsten in Form von Falten angelegt werden können, indem statt einzelner Zellen gleich eine größere Zahl solcher in die Furchungshöhle vordringt, wobei der Zusammenhang mit der ursprünglichen Keimschicht zunächst erhalten bleibt.

Für die Thatsache, dass diese Falten, die Cölomsäcke, stets von dem inneren Blatte gebildet werden und nicht vom äußeren, können zwei Gründe genannt werden, ein entwicklungsmechanischer und ein physiologischer. Erstens wird eine Faltung gegen die Furchungshöhle offenbar leichter da stattfinden können, wo die Keimschicht selbst schon eine Faltung nach dieser Seite hin erfahren hat, und wo folglich ein geringerer Widerstand zu überwinden ist als da, wo eine Krümmung in entgegengesetzter Richtung vorliegt. Die Konkavität des inneren Gastrulablattes wird dafür sprechen, dass die mesodermale Einstülpung von diesem Blatte gebildet wird anstatt von dem konvexen äußeren. Sodann aber ist die erste und wichtigste Aufgabe des Mesoderms die, dass es das Epithel der Leibeshöhle erzeugt, und diese Funktion steht der Funktion des vegetativen Blattes entschieden näher als der des animalen. Auch das Leibeshöhlenepithel hat wesentlich eine ernährende Funktion, indem es die von dem Darmdrüsenblatte aufgenommenen und in die Leibeshöhle diffundierten Nährflüssigkeiten weiter führt und insbesondere den ektodermalen Geweben zuleitet: Gewissermaßen eine Ernährung in zweiter Instanz, eine Ernährung, die nicht mehr auf Verdauung, sondern lediglich auf Resorption beruht. Dies wird am klarsten in den Fällen, wo noch kein Blutgefäßsystem existiert, sondern wo das innere Epithel mittels Flimmercilien die Hämolymphe einer Zirkulation unterwirft und bei reichlicher Ernährung Dotterelemente in sich entwickelt, die bei Eintritt von Nahrungsmangel wieder verflüssigt und dann resorbiert werden. So geschieht es z. B. bei den Bryozoen, und in den Ruheknospen von *Paludicella* sowie in den Statoblasten der Phylactolämen geht die mesodermale Dotterentwicklung so weit, dass die ganze Leibeshöhle von den Dotterzellen

erfüllt wird. Erst mit Beginn der neuen Vegetationsperiode wird der Dotter geschmolzen und zur Ernährung des jungen Stockes verwendet, wobei auch der Leibesraum wieder sichtbar wird. Die vegetative Natur dieses wichtigen mesodermalen Organs, des Epithels der Leibeshöhle, oder, bei höheren Tieren, des Gefäßsystems, wird also ebenfalls dafür sprechen, das Mesoderm mehr auf der vegetativen als auf der animalen Seite der Gastrula entspringen zu lassen. Dazu kommt, dass durch die Faltenbildung auch ein direkter Uebergang von Flüssigkeit bedingt ist und somit die Frage entsteht, ob es zweckmäßiger ist, einen Teil der inneren, gastraln, oder der äußeren, peridermalen Flüssigkeit in die Leibeshöhle gelangen zu lassen. Sicher wird das erstere dem natürlichen Beruf und den funktionellen Beziehungen der Organe angemessener sein.

Die Prävalenz der vegetativen Aufgaben des Mesoderms wird auch die Ursache sein, dass da, wo nur wenige Zellen, im Minimalfalle zwei, das Mesoderm begründen, diese doch in der Regel etwas mehr nach der vegetativen Seite des Gastrulamundes neigen als nach der animalen.

Das bisher Gesagte gilt für die Fälle, wo die Mesodermbildung erst auf dem Gastrulastadium stattfindet. Etwas anders verhält sich die Sache da, wo die Mesodermzellen schon in der Blastula frei werden. Je jünger das Stadium, um so größer ist auch natürlich die Indifferenz seiner Zellen. So wird denn hier im Allgemeinen ein breiterer Raum für das Mesoderm zur Verfügung stehen als dort, wo die gastraln Zellen sich bereits deutlich differenziert haben. Aber da andererseits aus den oben genannten Gründen eine gewisse Verwandtschaft des Mesoderms mit den vegetativen Zellen besteht, eine leichte Differenzierung nach der Seite der letzteren hin also wünschenswert ist, so sehen wir auch jetzt wieder das Mesoderm vorzugsweise in der vegetativen Hälfte der Blastula seinen Ursprung nehmen, in der Region, wo später das Entoderm morphologisch hervortritt. Ja auf sehr frühen Blastulastadien wird die Mesodermbildung genau am vegetativen Pole erfolgen können, weil dann die Anpassung der Zellen an vegetative Funktionen hier eben begonnen hat. So hat in der Textfigur 2 das Mesoderm ganz dieselbe Lage wie ein richtiges Entoderm, und bei einigen Gastropoden wird es, noch zeitiger, durch zwei am vegetativen Pole befindliche Zellen angelegt, die möglicherweise selbst aus einer einzigen entstanden sind¹⁾. Das Mesoderm wird also in diesen Fällen im eigentlichen Zentrum des Entoderms gebildet, aber die Qualität dieser Urmesodermzellen ist gleichwohl keine andere, als wenn auf späterem Stadium und bei weiter vorgeschrittener Differenzierung die Mesodermzellen an der Peripherie des Entoderms morphologisch gesondert

1) Ferd. Schmidt, Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. Zool. Jahrbücher, Anat. Abt., Bd. 7 (1894), S. 704 ff.

würden. Denn die histologische Differenzierung, auf die es zunächst ankommt, setzt am vegetativen Pole ein und zieht von hier aus immer weitere Kreise, so dass schließlich an der Peripherie des Entoderms der nämliche Zustand herrschen muss, wie anfangs im Zentrum desselben.

So viel im Allgemeinen aus Anlass der Hertwig'schen Einwände gegen die „organologische“ Bedeutung der Keimblätter. Nur weil jene Einwände uns eine willkommene Gelegenheit boten, die Tragweite der physiologischen Auffassung in Bezug auf das mittlere Keimblatt nachzuweisen, haben wir sie so ausführlich berücksichtigt. An und für sich hätten sie das kaum notwendig gemacht. Denn sobald wir sie im Einzelnen prüfen, sehen wir sie zu bloßen Scheingründen zusammenschrumpfen.

In dem Einwand, welcher sich auf die Muskeln bezog, war hervorgehoben, dass diese bei den kraspedoten Medusen „sich aus dem äußeren Keimblatt, bei den Anthozoen dagegen vorzugsweise aus dem inneren Keimblatt entwickeln“. Es ist also nicht ausschließlich, sondern nur vorzugsweise das innere Keimblatt, welches bei den Anthozoen die Muskulatur liefert. Nur von einem graduellen Unterschied ist die Rede. Das innere Keimblatt liefert mehr kontraktile Elemente als das äußere, aber das äußere liefert dieselben auch. Dem gegenüber muss betont werden, dass bei der organologischen Charakteristik der Keimblätter solche graduellen Unterschiede überhaupt nicht berücksichtigt werden können, und dass daraus billigerweise kein Einwand gegen die organologische Bedeutung der Keimblätter zu entnehmen ist. Denn auch bei ein und demselben Keimblatt kommen dergleichen Differenzen vor und darauf gerade beruht zum großen Teil der Wechsel der Form im Tierreich. Wäre das relative Verhältnis der organbildenden Potenzen innerhalb eines jeden Keimblattes konstant, so würde weder eine Korrelation der Organe unter sich, noch eine Anpassung derselben an die Verhältnisse der Außenwelt möglich sein. Eine solche Konstanz kann aber nicht einmal für Individuen der gleichen Art behauptet werden, wie viel weniger für verschiedene Klassen und Ordnungen. Der physiologische Begriff des Keimblattes besagt nur, dass gewisse Organsysteme, wie die äußere Haut, die Nerven, der Darm und die Darmdrüsen, das Leibeshöhlenepithel, eventuell die Muskeln und Knochen, aus dem Blatte hervorgehen, und eben dadurch werden wir fähig zu beurteilen, ob eine Zellschicht dem einen oder dem anderen Keimblatte zugehört; in welchem quantitativen Verhältnis aber die einzelnen Elemente des Blattes an der Bildung dieser Organe beteiligt sind, darüber sagt der Begriff durchaus nichts. Man könnte sonst auch entgegnen, dass das Ektoderm des Sperlings relativ etwa das Hundertfache an Hirnsubstanz produziere als das des Straußes. Auch hier haben sich ja die Keimblätter „organologisch ungleichartig differenziert“, aber diese ungleiche

Differenzierung berührt nicht die Qualität, sondern allein die Quantität der organologischen Leistung, und nur auf die Qualität kommt es an. Dass andererseits die primären Keimblätter überhaupt Muskelsubstanz entwickeln, das folgt, wie schon erwähnt, aus dem Mangel eines morphologisch gesonderten Mesoderms. Die Keimblätter der Cölenteraten stehen eben den entsprechenden Keimblättern der Mesodermtiere nicht völlig gleich, die Potenzen des Mesoderms sind ihnen beigemischt, und diese Potenzen kommen in ihnen zum Ausdruck, ohne darum für die Beurteilung der primären Keimblätter selbst den Maßstab zu bilden.

Sodann bemerken die Brüder Hertwig, dass bei einigen Cölenteraten „Hoden und Eierstock aus dem Ektoblast, bei anderen Gruppen wieder aus dem Entoblast ihren Ursprung nehmen“. — Ja, gehören denn die Geschlechtszellen überhaupt einem Keimblatt an? Sie liegen in einem Keimblatt, aber sind sie auch Teile desselben? Freilich, nach der morphologischen Auffassung ist das notwendig, denn die Lage allein bedingt die Natur des Keimblattes. Auch dies ist ein Punkt, wo die morphologische Auffassung in offenen Widerspruch mit sich selbst gerät. Wenn die Keimzelle ektodermal ist, so ist es auch der daraus entstehende Organismus, und wenn sie entodermal ist, so ist auch das künftige Individuum entodermal. Folglich wären diese beiden Organismen, der ektodermale und der entodermale, nicht mit einander vergleichbar, da nur die gleichnamigen Keimblätter homolog sind. Diesem Nonsens entgeht die morphologische Auffassung abermals nur durch ein Ausnahmegesetz: In dem Augenblick, wo das Ei sich zu teilen beginnt, hört die Geltung des Keimblattes auf, und die Zelle, die eben noch Entoderm war, ist plötzlich ganz etwas Anderes. Allerdings, aber ist das nicht gerade wieder ein physiologisches Motiv? Nicht weil die Zelle ihre Lage verändert — das trifft ja in solchem Falle weder überall zu, noch könnte es, wenn die Natur des Keimblattes einmal feststand, von irgend welcher Bedeutung sein — nicht weil die Zelle ihre Lage verändert, sondern weil sie eine besondere Funktion übernimmt, scheidet sie aus dem früheren Keimblatte aus. Ihre Funktion aber ist, einen vollständigen Organismus d. h. alle Keimblätter zu bilden, und eben deshalb müssen wir sie als gänzlich indifferent in Bezug auf die Keimblätter betrachten. Kann nun selbst die morphologische Auffassung nicht umhin, diesem Umstande Rechnung zu tragen, so wäre es doch einfacher und konsequenter, wenn nicht erst mit Beginn der Furchung, sondern bereits im Augenblick, wo die Keimzelle als solche erkennbar wird, ihre indifferente Natur konstatiert würde. Gesteht man aber die Indifferenz der Keimzellen in diesem Umfange zu, so ist es klar, dass in dem physiologischen Begriffe des Keimblattes für die Keimzelle kein Raum bleibt. Die Keimzelle, welche potentia alle Keimblätter enthält, kann ihrer Natur nach kein einzelnes Keimblatt sein, sie ist indifferent wie das Ei,

von welchem sie abstammt. Und so reduziert sich der Hertwig'sche Einwand im Grunde darauf, dass bei den Cölenteraten bald in dem einen, bald in dem anderen Keimblatt gewisse Elemente von aller Differenzierung ausgeschlossen geblieben sind und den Charakter des Keimplasmas bewahrt haben. Gewiss ist das bedeutsam für den Charakter des Blattes, um das es sich handelt: aber es bezeichnet nicht diesen Charakter selbst, sondern es zeigt, wie tief derselbe in dem Keimblatte wurzelt, wie weit die Differenzierungen um sich gegriffen haben, die den Charakter des Keimblattes ausmachen. So dass es auch hier wieder mehr die Quantität der eingetretenen Differenzierungen ist, welche betont wurde, als die Qualität dieser letzteren selbst¹⁾.

(Schluss folgt.)

1) Von diesen Gesichtspunkten aus beurteile ich auch die soeben durch Chun (Atlantis, Biblioth. Zool., Heft 19, 1895, S. 24 ff.) bekannt gewordene Thatsache, dass bei *Rathkea octopunctata*, einer proliferirenden Meduse, die Knospen ausschließlich von der äußeren Schicht, dem „Ektoderm“ des Muttertieres gebildet werden. Ich kann die proliferirenden Zellen hier ebenso wenig für ektodermal halten, wie die in derselben Region auftretenden Geschlechtsprodukte. Beide sind weder ekto- noch entodermal, sondern, als indifferente Zellen, sowohl das eine wie das andere. Der Fall liegt bei *Rathkea* in vieler Beziehung ähnlich wie bei den Bryozoen. Auch bei diesen liefert ein und dieselbe, ursprünglich außen gelegene Schicht einerseits das Hautsinnesblatt, andererseits das Darmblatt der Individuen. Diese Schicht ist daher gleichzeitig ekto- und entodermal, eine Auffassung, in der ich mich mit Davenport in Uebereinstimmung befinde (vergl. Braem, Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anzeiger, Bd. 15 (1892), S. 113 ff.). Erst durch einen bei jeder neuen Knospe sich wiederholenden Gastrulationsvorgang werden in dem indifferentsen Zellmaterial die entodermalen Elemente definitiv von den ektodermalen gesondert. Dies alles verhält sich bei *Rathkea* genau ebenso, nur dass die Gastrulation sich hier mehr im Wege der Delamination zu vollziehen scheint. Außerdem herrscht der Unterschied, dass bei den Bryozoen neben dem proliferirenden Ekto-Entoderm ein besonderes Mesoderm, welches die Muskeln und die Geschlechtszellen liefert, als zweite, ursprünglich vorhandene Knospenschicht differenziert ist. Dieses Mesoderm fehlt bei *Rathkea*, oder es ist, richtiger ausgedrückt, im Ekto-Entoderm mit enthalten, was, angesichts der Cölenteratennatur des Organismus, wohl als selbstverständlich zu betrachten ist.

Steht demnach die *Rathkea*-Knospung durchaus nicht so isoliert da, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, so bleibt sie doch in anderer Beziehung eine Anomalie. Bei den Bryozoen, wo die primäre Gastrulation nur noch als rudimentärer Vorgang in der frühesten Embryonalperiode auftritt, ist beim Beginn der Knospung gar kein gesondertes Entoderm im Organismus vorhanden. Die jedesmalige Neubildung des Entoderms behufs Formierung der einzelnen Individuen ergibt sich daher als eine Notwendigkeit, sie war nach der Lage der Dinge unvermeidlich. Der Organismus verfügte nur über zwei Keimschichten, das Ekto-Entoderm und das Mesoderm. Beide stellte er in den Dienst der Knospung, aber die eine Schicht konnte nur dadurch verwendbar gemacht werden, dass sie im Wege der Gastrulation in ihre Bestandteile zer-

Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.

(Sechszehntes Stück.)

Außer vielen Gattungen sind darauf auch viele größere Abteilungen wie die *Erucivores*, *Formicivori*, *Frugivori*, *Granivori* etc. gegründet, welche jedoch, abgesehen von wenigen Ausnahmen, meist sehr heterogene Arten zusammenbringen, die übrigens nicht einmal immer in ihrer Lebensweise übereinstimmen. In Anbetracht, dass durch Verwendung der Ernährungsart für taxonomische Zwecke außer bei den Säugetieren namentlich bei den (den Vögeln näher verwandten) Dinosauriern sehr brauchbare Hauptabteilungen (karnivore und herbivore Dinosaurier) aufgestellt werden konnten, lag der Gedanke, die Art und Weise der Ernährung auch bei den Vögeln für diese Zwecke zu verwerten, gewiss sehr nahe. Es bewährte sich aber bei ihnen dieses Merkmal nicht, weil die Nahrung der einzelnen Species innerhalb vieler Familien (wie z. B. der *Psittacidae*, *Cuculidae*, *Bucerotidae*, *Rhamphastidae*, *Picidae*, *Passeres* etc.) ganz bedeutend wechselt, denn aus ursprünglichen Frugivoren können sich Carnivoren, aus diesen Omnivoren etc. bilden. Ferner ist auch die Stimme und die Fähigkeit des Gesanges von manchen Forschern zu systematischen Zwecken gebraucht worden. In der That trennen sich auch die *Oscines* dadurch recht gut von den übrigen *Passeres* ab, aber wahrscheinlich geschieht dies nicht auf Grund ihrer verschiedenen Abstammung, sondern nur deshalb, weil bei den ersteren die Stimmfähigkeit auf einer primitiven Entwicklungsstufe stehen geblieben ist. Es ist deshalb bei Folgerungen, welche auf diese Merkmale

legt wurde. Bei *Rathkea* sind dagegen zur Zeit, wo die Knospung beginnt, beide Keimblätter, Ekto- und Entoderm, wohl entwickelt, so dass es den Anschein hat, als würde die eine Schicht gleichsam gefissentlich von der Beteiligung an der Knospenbildung ausgeschlossen. Dies ist um so befremdlicher, als bei nahe verwandten Formen unzweifelhaft beide Keimblätter in die Knospen übergehen.

Eine Lösung des Problems ist in verschiedener Weise denkbar.

Erstens könnte die noch unbekannte Embryonalentwicklung von *Rathkea* Aufschluss geben. Es wäre möglich, dass die Parallele mit der Bryozoenknospung sich dann noch weiter führen ließe.

Zweitens könnte aus der Thatsache, dass die *Rathkea*-Knospen in derselben Zellregion auftreten, in der sich auch die Geschlechtsprodukte entwickeln, auf eine nahe Beziehung beider geschlossen werden. Die knospenden Zellen wären alsdann nur junge Keimzellen, die, statt sich zu Eiern und Samen zu differenzieren, als indifferente Embryonalzellen zu einer Morula zusammentreten, um so auf dem kürzesten Wege die Bildung des neuen Organismus hervorzurufen. In diesem Falle würde die *Rathkea*-Knospung sich weit von den sonst beobachteten Knospungsweisen entfernen, welche letzteren eine direkte Verwandtschaft der proliferierenden Gewebe mit den Keimzellen nicht erkennen lassen.

basieren, selbst innerhalb der engsten Grenzen mit Vorsicht zu verfahren, weil es überdies auch noch infolge des individuellen Wechsels der Stimme, der Fähigkeit der Nachahmung derselben mitunter schwer ist, an der Stimme die Art mit Sicherheit zu erkennen. Eine große Wichtigkeit legten diejenigen Forscher, welche die sog. physiologischen Systeme aufstellten, den ehelichen Verhältnissen, der Art der Nistung, der Zahl der Eier, Dauer und Art der Bebrütung derselben und dem Entwicklungszustande der Jungen beim Ausschlüpfen bei. Auf Grund der Thatsache, dass die *Columbidae* in Monogamie leben, erhob de Blainville dieselben, indem er sie von den *Galli* entfernte, zu einer eignen Ordnung, „*Sponsiores*“. Bonaparte stellte die *Ratitae*, Schwimm- und Sumpfvögel und die *Galli*, weil sie sämtlich polygamisch leben, als *Grallatores* den andern Vögeln „*Insissiores*“ gegenüber. Allerdings ließ dieser Forscher, nachdem er durch genaueres Studium dieser Verhältnisse zahlreiche Ausnahmen kennen gelernt, diese Einteilung wieder fallen. F. ist der Ansicht, dass die Anwendung dieses Merkmales überhaupt nicht zu guten brauchbaren Resultaten führen kann. Nicht viel anderer lässt sich von der Art des Nistens sagen. Wenn es einerseits auch unzweifelhaft feststeht, dass viele bei dieser Thätigkeit sich zeigende Erscheinungen systematisch, namentlich innerhalb der Familien, verwertbar sind, so ist es doch andererseits auch unzweifelhafte Thatsache, dass viele zu Tage tretende Eigentümlichkeiten infolge sekundärer Anpassung der Vögel entstanden sind. Im allgemeinen verwenden die monogamischen Vögel auf den Nestbau eine größere Sorgfalt als die, welche der Polygamie huldigen. Hogg hat unter Benutzung dieses Umstandes und zugleich der Fußbildung die Vögel in 2 große Gruppen: *Constrictipedes* und *Inconstrictipedes* geteilt; aber wie Newton unzweifelhaft nachgewiesen, ist diese Gruppierung vollständig unhaltbar. Auch die Zahl der Eier und Bruttage wurde mit Rücksicht auf die Systematik eingehend untersucht, und als Resultat dieser Arbeiten ergab sich, dass die Zahl der ersteren bei der Species, mitunter auch beim Genus und selbst bei größeren Abteilungen ziemlich konstant bleibt. Dieser Thatsache wegen hat Eyton die *Columbidae* als *Bipositores* im Systeme aufgeführt. Wenn nun auch diese Bezeichnung selbst keine glückliche ist, so werden doch durch diese Thatsache die *Columbidae* recht deutlich von den verwandten *Pteroclididae* und *Limicolae* (und *Galli*) abgetrennt. Jedoch ist aber auch zur Genüge bekannt, dass bei vielen Familien die Anzahl der Eier in ausgedehnter Weise wechseln kann. Weil sich die Dauer der Bebrütung nicht nach der Größe der Eltern und der Eier, sondern nur nach den verwandtschaftlichen Beziehungen richtet, so darf diesen Verhältnissen auch keine größere taxonomische Wichtigkeit beigelegt werden. Was die Bebrütung der Eier anbetrifft, so übernimmt bekanntlich dieselbe bei den weitaus meisten Arten das Weibchen, nur bei den

Ratiten und *Crypturidae* ganz oder hauptsächlich das Männchen, während die *Megapodiidae* die Eier eingraben und durch die Wärme, welche in der Umhüllung der Eier durch Gärung entsteht, zur Reife bringen lassen. Mag es nun auch keinem Zweifel unterliegen, dass diese Verhältnisse bei der Einteilung der Vögel nicht unberücksichtigt bleiben dürfen, so muss man sich doch auch hüten, sie zu überschätzen, weil sie nach F.'s Meinung erst wahrscheinlich durch sekundäre Anpassung entstanden sind.

Nachdem Oken einmal die Entwicklungsstufe, auf welchen die Jungen das Ei verlassen, systematisch verwendet hat, haben zahlreiche Autoren (darunter Bonaparte, Sundevall, Owen, Newman, Burmeister, Haeckel u. v. a.) diesem Merkmale einen hohen taxonomischen Wert beigelegt und, darauf fußend, die Vögel in 2 Hauptabteilungen: Nestflüchter (*Praecoces* s. *Cursores* s. *Autophagae*) und Nesthocker (*Altrices* s. *Insessores*, s. *Sitistae* s. *Paedotrophae*) eingeteilt. Aber je mehr sich unsere Kenntnisse der Vögel erweiterten, desto größere Veränderungen musste dieses System erfahren, namentlich verringerte sich die Gruppe der Nestflüchter sehr, weil man mehr und mehr zu der Ueberzeugung kam, dass viele zu ihnen gerechnete Vögel wie die *Tubinares*, *Laridae*, *Steganopodes*, *Pelargo-Herodii* ebenso gut als Nesthocker betrachtet werden können. Deshalb ist auch dem auf dieses Merkmal gegründeten System dasselbe Schicksal zu Teil geworden wie vielen anderen: es wurde nicht allgemein anerkannt, weil der Art und Weise der Aufzucht der Jungen ein viel geringerer taxonomischer Wert zukommt als Oken annahm. Von ungleich größerer Bedeutung aber für die Systematik der Vögel als die eben angeführten Punkte hat sich die individuelle Entwicklungsgeschichte der Organismen erwiesen, manche auf andere Weise sehr schwer zu eruiierende verwandtschaftliche Verhältnisse sind durch sie aufgeklärt worden. Weil aber wie F. an einer andern Stelle seines Werkes nachweist, dieser individuelle Entwicklungsgang der Vögel uns Bildungsstadien zeigt, wie sie bestimmt zu keiner phylogenetischen Zeit frei gelebt haben können, so ist es unbedingt nötig, bei derartigen Studien die vergleichende Methode anzuwenden, d. h. möglichst viele Formen, hohe und niedrige, auf ihre Entwicklung zu untersuchen und die verschiedenen Stadien untereinander und gegenseitig zu vergleichen, dann wird man meist erst in der Lage sein zwischen altererbten und neuerworbenen, konstanteren, durchgehenden und den mehr veränderlichen accidentelen Charakteren zu unterscheiden und auf diese Weise der Erkenntnis der phylogenetischen Entwicklungsbahnen und des verwandtschaftlichen Zusammenhanges und somit dem wahren Systeme näher und näher kommen. Doch sind Studien, die dieses Ziel im Auge hatten, bisher fast so gut wie gar nicht unternommen worden. Trotzdem zahlreiche Forscher, darunter Gegenbaur, W. K. Parker, W. Müller etc.

Vögel aus den verschiedensten Abteilungen ontogenetisch untersucht haben, ist die systematische Ausbeute bis heute nur eine geringe.

Noch viel höherer Wert als der ontogenetischen Entwicklung der Vögel ist der paläontologischen beizulegen, denn während uns die Ontogenie höchstens mehr oder minder wichtige und wahrscheinliche Schlüsse über die Vorgeschichte der lebenden Vögel und ihre genetologischen Beziehungen ermöglicht, bringt uns die Paläontologie direkte Reste aus jener Urgeschichte vor Augen und liefert uns dadurch Beweismaterial von absoluter Sicherheit. Dass diese paläontologischen Urkunden gerade bei den Vögeln an Vollständigkeit sehr viel zu wünschen übrig lassen, ist ja zur Genüge bekannt. Es sind nicht nur viele Formen noch ganz unbekannt, sondern es ist dies auch der Fall mit den Resten der bekannten Arten, denn oft hat ein einziger Skeletteil oder nur das Bruchstück eines solchen als Grundlage einer besonderen Gattung dienen müssen. Von den vorjurassischen Vögeln kennen wir nichts. Nur Fußspuren (*Ornithichnidae*, *Ornithoidichnidae*) und Koprolithen, die wohl — wenigstens so lange als nicht direkt nachgewiesen, dass sie von Reptilien herrühren — zum Teil Vögeln angehört haben müssen, machen es wahrscheinlich, dass bereits in jener frühen Zeit spezialisierte Vogeltypen existierten, dass somit der Vogelstamm ein viel höheres Alter besitzt als die bisher gefundenen Knochenreste dokumentieren und schon vor der Trias zur Entwicklung gekommen war. Direkte Reste einiger Gattungen kennen wir mit Sicherheit erst vom oberen Jura, aber nur vom *Archaeopteryx* sind diese Reste so erhalten, dass man durch sie den Nachweis zu liefern im stande ist, in dieser Periode existierte bereits ein völlig ausgebildeter Vogel mit Schwungfedern und Zähnen in Alveolen, der zwar auf tieferer Stufe steht als die späteren Formen, jedoch eine derartige Differenzierung aufweist, um daraus schließen zu können, dass er Nachkomme einer langen Reihe von befiederten Sauropsiden-Urvögeln ist. Berücksichtigt man außerdem die von Marsh allerdings nur auf ein Schädelbruchstück gegründete Gattung *Laopteryx*, so ergibt sich daraus, dass bereits im Jura 2 ganz heterogene Typen existiert haben, welche wiederum vom monophyletischen Standpunkt aus die Annahme erlauben, dass der ihnen gemeinsame Ahne schon in sehr früher vortriassischer Zeit lebte.

Aus dem Wealden wird von Seeley ein Sacrum beschrieben, das einem ziemlich primitiven Vogel *Ornithodesmus* angehörte, zwar manche Eigentümlichkeiten aufweist, zugleich aber auch an *Archaeopteryx*, *Ichthyornis* und *Sula* erinnert.

Dr. F. Helm.

(Fortsetzung folgt.)

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Juli 1895.

Nr. 13.

Inhalt: **Haecke**, Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung. — **Kram**, Was ist ein Keimblatt? (Schluss). — **Imhof**, Tierwelt der hochalpinen Seen. — **Zacharias**, Ueber die Frühjahr-Vegetation himnetischer Bacillariae. — **Klonka**, Ueber die desinfizierende Wirkung der Silberpräparate. — **Brenning**, Die Vergiftungen durch Schlangen.

Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung.

Von **Wilhelm Haecke**.

Die nachfolgenden kritischen Erörterungen zur Theorie der Vererbung und Formbildung verdanken ihre Entstehung dem Wunsche, einiges zur Klärung der Fragen, die gegenwärtig im Vordergrund des biologischen Interesses stehen, beizutragen.

Ich beginne mit der Darlegung eines neuen Gesichtspunktes zur Beurteilung von Weismann's Determinantenlehre.

Weismann nimmt bekanntlich an, dass alle „selbständig variierenden“ Teile des ausgebildeten Organismus im Keime durch Determinanten oder Bestimmungsstücke vorgebildet, und dass diese Determinanten Konstituenten von Individualitäten höherer Ordnung, den Iden Weismann's, und in diesen nach einem ganz bestimmten architektonischen Plane angeordnet sind. Während der Ontogenese wird das Id in seine Determinanten zerlegt, und diese Sonderung der Bestimmungsstücke geht so lange vor sich, bis in dem Kern jeder einzelnen Zelle nur noch Determinanten einer Art enthalten sind, eben diejenigen, welche die Zelle determinieren, d. h. ihr einen spezifischen histologischen Charakter geben sollen. Das Id wird also während der Ontogenese aufgebraucht. Seine Determinanten kommen für die folgende Generation nicht mehr in Betracht. Die Weismann'sche Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas muss daher die Annahme machen, dass eine ebenso große Anzahl von Iden wie

die der für den Aufbau des Individuums bestimmten Ide in jede Keimzelle, die von dem betreffenden Individuum erzeugt wird, gelangt, um das Individuum, das sich aus der Keimzelle entwickeln soll, zu determinieren. Weismann nimmt also an, dass sich die Ide im Beginne der Ontogenese in der Weise teilen, dass die Teilstücke, die in die Zellen der Keimbahn, d. h. in diejenigen Zellen, von denen die Keimzellen abstammen, zu liegen kommen, sich gleich wieder zu vollständigen Iden ergänzen. Er ist gezwungen, dem Id die Fähigkeit zuzuschreiben, sich zu teilen, ohne dass es dadurch einen Teil seiner Determinanten einbüßt. Ich habe nun in „Gestaltung und Vererbung“ gezeigt, dass diese Annahme sich verbietet, und in meiner Studie über „Schöpfung und Wesen der Organismenform“ habe ich die Unmöglichkeit, dass aus der Teilung eines Ides wieder unversehrte Ide hervorgehen können, wenigstens für die Fälle, wo es sich um die Ide zweiseitig-symmetrischer und unsymmetrischer Tiere handelt, noch eingehender begründet. Wenn wir aber einmal annehmen, dass meine Einwände unbegründet seien, so würde doch daraus die Möglichkeit der Weismann'schen Präformationstheorie noch nicht folgen. Den Nachweis für diese Behauptung werde ich nunmehr zu führen suchen; ich werde mich zu zeigen bemühen, dass Weismann's Determinantenlehre auch dann unhaltbar ist, wenn meine Behauptung, es ließe sich auf keine Weise zeigen, dass ein kompliziert gebautes Id, das sich geteilt hat, die Möglichkeit besitzt, sich wieder zu ergänzen, zu Unrecht bestände.

Es handle sich zunächst um eine Eizelle, durch deren erste Teilung, wie es bei den Dipteren der Fall ist, eine Zelle, aus welcher der Körper des Tieres hervorgeht, von der Stammutterzelle der zukünftigen Keimzellen getrennt wird. Wir wollen mit Weismann die eine Zelle die Urkörperzelle, die andere die Urkeimzelle nennen.

Bei der Zellteilung, welche die Urkörperzelle von der Urkeimzelle trennt, müssen die Ide der ungefurchten Eizelle in der Weise geteilt werden, dass in die Urkörperzelle Ide zu liegen kommen, die sich später in ihre Determinanten zerlegen, während in der Urkeimzelle solche Ide Platz finden müssen, welche nicht gleich in ihre Determinanten aufgeteilt werden. Das vollständige Id der ungefurchten Eizelle muss enthalten: 1) einen Determinantenkomplex für die Urkörperzelle und ihre Abstammlinge, 2) einen Determinantenkomplex für die Urkeimzelle und für die sich aus ihr nach und nach entwickelnden Zellen der Keimbahn. Da nun aber in die Urkeimzelle auch die Stammmide der nächsten Generation zu liegen kommen müssen, so muss die erste Teilung eines in der ungefurchten Eizelle enthaltenen Ides in der Weise erfolgen, dass in die Urkörperzelle zu liegen kommen: ein Determinantenkomplex für die Urkörperzelle

und die sich aus ihr entwickelnden Zellen, und in die Urkeimzelle: 1) ein Determinantenkomplex für diese Zelle und für die sich aus ihr entwickelnden Zellen; 2) ein vollständiges Id in seiner ursprünglichen Zusammensetzung aus einem Determinantenkomplex für die Urkörperzelle und ihre Abkömmlinge und einem Determinantenkomplex für die Urkeimzelle und ihre Abkömmlinge. Eine solche Teilung des Ides ist aber nur auf eine Weise möglich.

Die Teilung der Ide erfolgt nach Weismann bekanntlich auf die Art, dass mit der Längsspaltung der Chromosomen oder Kernschleifen zugleich eine Teilung der in diesen Gebilden der Länge nach aufgereihten Ide erfolgt. Würde jedes Id nun so geteilt, dass seine in der Urkörperzelle enthaltenen Teilungsprodukte den von der Urkeimzelle umschlossenen Teilungsprodukten gleich wären, so wäre die Verschiedenheit dieser beiden Zellen nicht zu begreifen. Dafür aber, dass die Teilung eines in der ungefurchten Eizelle enthaltenen Ides in der richtigen Weise erfolgt, nämlich so, dass die Urkörperzelle von dem betreffenden Ide auch wirklich einen Determinantenkomplex für sich und ihre Abkömmlinge, die Urkeimzelle aber ein vollständiges Id und einen Determinantenkomplex für sich und ihre Abkömmlinge erhält, muss in irgend einer Weise gesorgt sein. Das ist eine Konsequenz der Weismann'schen Lehre. Kurzes Nachdenken zeigt uns nun, dass ein Id der ungefurchten Eizelle eine andere Zusammensetzung haben muss, als wir sie angenommen haben. Wenn seine Zerlegung in der erforderlichen Weise erfolgen soll, muss das Id bestehen: 1) aus dem Determinantenkomplex der Urkörperzelle und ihrer Abkömmlinge, 2) aus dem Determinantenkomplex der Urkeimzelle und ihrer Abkömmlinge, 3) aus einem Determinantenkomplex, der seinerseits zusammengesetzt ist aus: a) dem Determinantenkomplex der Urkörperzelle der folgenden Generation und der Abkömmlinge dieser Zelle, b) dem Determinantenkomplex der Urkeimzelle der folgenden Generation und ihrer Abkömmlinge. Das heißt aber mit anderen Worten, dass in die Ide der einen Generation die der nächstfolgenden eingeschachtelt sein müssen, falls die Zerlegung der Ide in der erforderlichen Weise möglich sein soll. In die Ide der ersten Generation müssen die der zweiten, in diese die der dritten und aller ferneren Generationen eingeschachtelt sein, kurz, die Weismann'sche Determinantenlehre muss zur alten Einschachtelungs- oder Skatulationstheorie (Haeckel) zurückkehren.

Ich will jetzt den Nachweis, dass die Skatulationstheorie eine Konsequenz der Weismann'schen Determinantenlehre ist, an einem zweiten Beispiele führen.

Die Zerlegung der ungefurchten Eizelle soll, wie es z. B. beim Frosch in der Regel der Fall ist, in der Weise erfolgen, dass da-

durch die Stammzelle der linken Körperhälfte von der der rechten Körperhälfte getrennt wird. Da der Frosch ein zweiseitig-symmetrisches Tier ist und paarige Keimdrüsen besitzt, so muss ein Id seiner ungefurchten Eizelle durch die erste Zellteilung in der Weise zerlegt werden, dass in jede aus der Teilung der Eizelle hervorgehende Zelle des Zweizellenstadiums zu liegen kommt: 1) ein Determinantenkomplex für diese Zelle und ihre Abkömmlinge, 2) ein vollständiges Id, das den Iden der ungefurchten Eizelle gleicht. Die Teilung eines Ides der ungefurchten Eizelle muss also durch seinen Bau in bestimmter Weise geregelt sein, denn sonst könnte sie nicht in der richtigen Weise erfolgen. Daraus geht aber mit Notwendigkeit hervor, dass ein Id der ungefurchten Eizelle enthalten muss: 1) einen Determinantenkomplex für die Stammzelle der rechten Körperhälfte des Frosches und für die Abkömmlinge dieser Zelle, 2) einen Determinantenkomplex für die Stammzelle der linken Körperhälfte und für die Nachkommen dieser Zelle, 3) ein vollständiges Id, das in die später entstehende Urkeimzelle der rechten Körperhälfte zu liegen kommt, 4) ein vollständiges Id, das in die später entstehende Urkeimzelle der linken Körperhälfte zu liegen kommt. Es muss also in jeder Hälfte des ursprünglichen Froschides ein vollständiges Id für die nächste Generation eingeschachtelt sein, falls die Zerlegung des Ides im ungefurchten Froschei in der Weise erfolgen soll, wie es die Weismann'sche Determinantenlehre verlangen muss. Mit Notwendigkeit folgt daraus, dass die Skatulationstheorie eine Konsequenz der Weismann'schen Determinantenlehre ist.

Man wende hier nicht ein, dass bei der ersten Teilung des Froschies die einen Ide in die Determinantenkomplexe der beiden Körperhälften zerlegt, die andern dagegen in der Weise geteilt würden, dass aus ihnen wieder vollständige Ide hervorgehen. Durch eine solche Annahme würde ja der Teilung der Ide eine Charakterlosigkeit zugeschrieben. Es würde danach vom Zufall abhängen, in welcher Weise die Ide sich teilen. Das aber könnte Weismann nicht gut heißen, denn wenn seine Determinantenlehre einen Sinn haben soll, muss die Zerlegung der Ide in die Determinanten der einzelnen Zellen auch in korrekter Weise erfolgen. Für Unregelmäßigkeiten der Idteilung gibt es in Weismann's Determinantenlehre nur insofern Raum, als Individuen, die sich eine solche Unregelmäßigkeit zu schulden kommen lassen, zu Grunde gehen müssen. Weismann kann nicht um die Annahme hin, dass die regelrechte Zerlegung der Ide durch natürliche Zuchtwahl zu einer feststehenden Einrichtung geworden ist. Wenn das aber der Fall ist, dann ist es unmöglich, dass durch die erste Teilung der Eizelle des Frosches die einen Ide so geteilt werden, dass sie sich nicht wieder zu ganzen Iden ergänzen können, die andern dagegen so, dass ihre Ergänzung zu vollständigen

Iden möglich ist. Um die Einschachtelung der Ide einer Generation in die der nächst vorhergehenden kommen wir nicht herum.

Dass die Skatulationstheorie eine Konsequenz der Weismann'schen Determinantenlehre ist, will ich jetzt an einem dritten Beispiele nachweisen.

Es handle sich um den Generationswechsel von Hydromedusen und Polypen. Die Ide in der Eizelle von *Sarsia tubulosa* könnten wir uns etwa in der Weise zusammengesetzt denken, dass sie einen Determinantenkomplex für den Körper des zugehörigen Polypen, der *Syncoryne sarsi*, und einen zweiten Determinantenkomplex für die Meduse, die *Sarsia*, die sich durch Knospung aus diesem Polypen entwickelt, enthalten. Wir können aber auch annehmen, dass die Medusengeneration ihre besonderen Ide hat, und ebenso die Polypengeneration, und dieser Annahme wollen wir der Einfachheit wegen folgen.

Aus der Eizelle der *Sarsia*-Meduse entsteht der *Syncoryne*-Polyp. Durch die Ontogenese des Polypen werden also die Ide, aus denen sich der Polyp entwickelt, zerlegt, die Medusen-Ide dagegen nicht. Diese werden erst zerlegt, wenn aus dem Polypen durch Knospung eine Meduse entsteht. Da nun diese Meduse Keimzellen produzieren soll, aus denen sich wieder Polypen entwickeln, so muss auch die Medusengeneration die Ide der Polypengeneration enthalten, ebenso wie der Polyp die Ide der Meduse enthalten muss. Wir wollen annehmen, dass die erste Furchungsebene des befruchteten Meduseneies das letztere in der Weise teilt, dass dadurch zwei Körperhälften des Polypen von einander geschieden werden. Ob diese Annahme der Wirklichkeit entspricht, weiß ich zwar nicht; indessen kommt nichts darauf an, weil sich die Skatulationstheorie als eine Konsequenz der Weismann'schen Determinantenlehre auch auf Grund der Annahme, dass durch die erste Zellteilung des *Sarsia*-Eies eine Urektodermzelle von einer Urentodermzelle getrennt wird, nachweisen lässt. Wenn aber, wie wir hier annehmen wollen, durch die erste Teilung die Stammzelle einer rechten Körperhälfte von der Stammzelle einer linken Körperhälfte getrennt wird, so muss die Zerlegung eines Ides der ungefurchten Eizelle in der Weise erfolgen, dass in jeder Zelle des Zweizellenstadiums zu liegen kommen: 1) ein Determinantenkomplex für die betreffende Hälfte des Polypen, der sich aus dem Ei entwickelt; 2) ein vollständiges Medusenid, 3) ein vollständiges Polypenid; denn der Polyp soll ja durch Knospung wieder Medusen erzeugen, aus deren Eiern wieder Polypen hervorgehen sollen. Die Medusenide in den Eiern der *Sarsia* müssen sich also in der Weise teilen, dass sie sich wieder zu ganzen Iden ergänzen können; der eine Teil der Polypenide muss sich in der Weise teilen, dass durch die Teilung eines Ides der Determinantenkomplex der einen Körperhälfte von dem De-

andere Teil der Polypenide muss sich aber ganz anders teilen, nämlich so, dass aus der Teilung wieder vollständige Polypenide hervorgehen. Wenn sich später durch Knospung aus dem Polypen eine Meduse entwickeln soll, so müssen die Ide der Zelle, aus der nach Weismann's Annahme die Meduse durch Teilung hervorgeht, sich in der Weise teilen, dass ein Teil der Medusenide in die Determinantenkomplexe der rechten und linken Körperhälfte zerlegt wird, ein anderer Teil aber so, dass aus der Teilung wieder vollständige Ide, aus denen sich eine spätere Medusengeneration entwickeln soll, hervorgehen; und die Ide, aus welchen sich die nächste Polypengeneration entwickeln soll, müssen sich gleichfalls in der Weise teilen, dass ihre Teilungsprodukte wieder vollständige Polypenide darstellen. Dass alle diese Teilungen in der korrekten Weise erfolgen, kann nur dadurch ermöglicht werden, dass die Ide in bestimmter Weise in einander eingeschachtelt sind. Dieser Annahme kann man wohl kaum entgehen.

Oder vielleicht doch!?

Gesetzt, es gelänge Weismann der von mir als unmöglich bezeichnete Nachweis, dass sich ein halbes Id zu einem ganzen vervollständigen kann. Dann wäre meine obige Polemik, gegen die sich sonst wohl nichts einwenden lässt, gegenstandslos, weil Weismann dann nicht anzunehmen brauchte, dass, um nur eines der obigen drei Beispiele herauszugreifen, das Dipterenei sich durch die erste Furchungsebene so teilt, dass dadurch ein in ihm enthaltenes Id in den Determinantenkomplex der Urkörperzelle und ihrer Abkömmlinge, in den Determinantenkomplex der Urkeimzelle und ihrer Abkömmlinge und in ein für die nächste Generation bestimmtes vollständiges Id zerlegt wird. Die meisten Organismen sind ja zweigeschlechtlich. Man könnte also männliche und weibliche Ide annehmen und sagen: „In den Männchen gelangen nur männliche Ide, in den Weibchen nur weibliche zur Zerlegung; in der Keimbahn des Männchens pflanzen sich unaufgebrauchte weibliche Ide, in der des Weibchens unaufgebrauchte männliche durch Teilung fort, um der nächsten Generation übermittelt zu werden¹⁾, und in der befruchteten Keimzelle, aus der sich ein Individuum dieser Generation entwickelt, sind wieder männliche und weibliche Ide vorhanden; es ist also gar nicht nötig, dass sich ein Dipterenei in der angegebenen Weise teilt; damit fallen die der Determinantenlehre gemachten Einwände.“

Gesetzt, alles dieses würde mir vorgehalten.

Dass die Skatulationstheorie auch dann eine Konsequenz der

1) Der Einwand, dass dann die Söhne nur der Mutter, die Töchter nur dem Vater gleichen können, soll uns hier nicht stören; auch die Zwitter sollen es nicht thun.

Weismann'schen Determinantenlehre bleibt, will ich jetzt noch an einem vierten Beispiele nachweisen.

Während Weismann früher annahm, dass die Ide der Bienen in der Weise aufgebaut sind, dass sie 1) Drohrendeterminanten, 2) Königinnendeterminanten, 3) Arbeiterinnendeterminanten enthalten, nimmt er in seiner neuesten Schrift an, dass in der Keimzelle der Biene eingeschlossen sind: 1) Drohnenide, 2) Königinnenide, 3) Arbeiterinnenide. „Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize“ sollen darüber entscheiden, ob aus einem Eie etwa eine Königin oder eine Arbeiterin hervorgehen soll. Das Ei, aus welchem sich eine Königin entwickeln soll, wird in andrer Weise versorgt als die Eier, aus denen Arbeiterinnen werden sollen. Die Art und Weise der Versorgung des Eies, aus dem sich eine Königin entwickeln soll, reizt die in diesem Ei enthaltenen Königinnenide dazu an, sich in die Determinanten der Königinnenorgane zu zerlegen. Die Königinnenide werden also durch die Entwicklung des Eies zu einer Königin aufgebraucht, während die auch in dem Ei, aus welchem die Königin wird, enthaltenen Drohnen- und Arbeiterinnenide nicht auf das Prinzessinnenfutter reagieren. Die Annahme nun, dass sich bloß ein Teil der Königinnenide zum Zerfall in Determinanten reizen lasse, ein andrer Teil aber hartnäckig genug sei, sich nicht durch die königliche Kost verführen zu lassen, wäre willkürlich und deshalb unwissenschaftlich; wir wollen daher von ihr ganz absehen. Wenn sich die Königinnenide durch die Art und Weise der Verpflegung des Eies, in welchem sie enthalten sind, überhaupt zur Auflösung in ihre Determinanten reizen lassen, dann müssen es auch alle Königinnenide thun. Sonst haben „Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize“ keinen Sinn. In den Eiern, welche von der Königin produziert werden, können also keine Königinnenide mehr enthalten sein. Man wird mir einwenden, dass sie durch die Befruchtung wieder in die Eizellen hineinkommen. Das ist aber nicht möglich. Denn die Drohnen gehen ja aus unbefruchteten Eiern hervor; wie also sollen in den von den Drohnen erzeugten Spermatozoen Königinnenide zu liegen kommen? Es bleibt also auch hier nichts Anderes übrig, als anzunehmen, dass die Ide der verschiedenen Bienenkasten so ineinander eingeschachtelt sind, dass sich das aus ihnen entwickelt, was daraus zu werden bestimmt ist.

Die Notwendigkeit der Annahme einer Skatulation als Konsequenz der Determinantenlehre lässt sich nach allem Obigen wohl kaum bestreiten, selbst nicht durch den Einwand, dass die Konsequenzen, die ich aus Weismann's Theorie gezogen habe, wegen der Absurdität einer Skatulation nicht zu Recht bestehen könnten.

Nach mir hat auch Haeckel es ausgesprochen, dass die Skatulationstheorie eine logische Konsequenz der modernen Präformations-

lation führt aber, wie Haeckel sagt, in der Phylogenie zum Kreationismus, zum Schöpfungsdogma. Wer ein Anhänger Weismann's sein will, muss logischer Weise auch ein Schöpfungsdogmatiker sein und die Inkonssequenzen der Weismann'schen Lehre über Bord werfen.

Den Weismann'schen ähnliche Ansichten hat Wilhelm Roux entwickelt. Ich brauche indessen auf seine Anschauungen hier nicht näher einzugehen, weil sie, soweit sie mit denen Weismann's übereinstimmen, auch die Konsequenzen der letzteren erfordern.

Etwas eingehender als mit Roux muss ich mich mit Oscar Hertwig beschäftigen. Ungefähr zu derselben Zeit wie Weismann entwickelte er in seinem Buche über „Die Zelle und die Gewebe“ ähnliche Ansichten wie der Freiburger Zoologe. Hertwig nimmt im Zellkerne Keimchen an, die er Idioblasten nennt, und seine Idioblastentheorie führt ihn zu einer „letzten Annahme“, mit der wir uns hier zu befassen haben. „Wenn aus einer Summe einzelner Anlagen ein bestimmter Organismus zu Stande kommen soll“, sagt Hertwig in dem genannten Werke, „müssen die einzelnen Anlagen während des Entwicklungsprozesses sich in einer regelmäßigen Folge entfalten. Aus Buchstaben entstehen Worte und aus Wörtern bestimmte Sätze mit einem logischen Inhalt, und desgleichen entstehen aus Einzeltönen Harmonieen und ganze Tonwerke nur durch zweckentsprechende Verknüpfung der Grundelemente. So müssen wir denn auch annehmen, dass in der Gesamtanlage die zahlreichen Idioblasten in einer gesetzmäßigen Zusammenordnung enthalten sind.“

Es ist wohl kaum möglich, in dieser Hertwig'schen Anschauung vom Jahre 1892 etwas wesentlich anderes zu erblicken, als in der Weismann'schen Determinantenlehre. Ich habe denn auch schon in „Gestaltung und Vererbung“ gesagt, dass sich diese letzte Annahme der Hertwig'schen Idioblastentheorie zum unverhüllten Präformismus bekenne. „Für den Begriff des Präformismus“, sagte ich, „kommt es nicht darauf an, dass man im Keim ein mikroskopisches Abbild des fertigen Organismus erblickt, sondern man braucht nur, wie Hertwig es thut, eine vorgebildete Anordnung qualitativ ungleicher Idioblasten in der Gesamtanlage anzunehmen, um mit vollen Segeln in den Hafen des Präformismus hineinzusteuern.“ Dieser Satz, den Hertwig falsch zitiert, indem er mich von einer vorgebildeten Anordnung qualitativ „vorgebildeter“ Idioblasten sprechen lässt, während ich doch von einer vorgebildeten Anordnung qualitativ „ungleicher“ Idioblasten gesprochen habe, gibt Hertwig neuerdings Veranlassung, zu betonen, dass seine Stellung eine vermittelnde sei, ebenso wie die Stellung von Nägeli, von de Vries, Driesch und Anderen; „indem wir“, sagt er, „was in der Lehre von der Evolution und Epigenese gut und

brauchbar ist, aus beiden herauszuziehen und zu verschmelzen gesucht haben.“ „Evolutionistisch kann man die Theorie nennen“, fährt er fort, „weil sie als Grundlage des Entwicklungsprozesses schon eine spezifisch und hoch organisierte Anlagesubstanz annimmt, epigenetisch dagegen ist sie, insofern nur durch Erfüllung zahlloser Bedingungen, zu denen ich namentlich auch die mit der ersten Zellteilung beginnenden chemischen Prozesse hinzurechne, die Anlage allmählich von Stufe zu Stufe sich umgestaltend wächst, um schließlich zum fertigen Entwicklungsprodukt zu werden, das von seiner ersten Anlage so verschieden ist wie die ausgebildete Pflanze und das ausgebildete Tier von der sie aufbauenden Zelle.“

„Gut und brauchbar“ in der Lehre von der Evolution scheint mir aber die Annahme „einer gesetzmäßigen Zusammenordnung der zahlreichen Idioblasten in der Gesamtanlage“ nicht zu sein. Wie will Oscar Hertwig es erklären, dass eine Gesamtanlage, in welcher die zahlreichen Idioblasten in einer gesetzmäßigen Zusammenordnung enthalten sind, sich teilen kann? Hertwig's Gesamtanlage dürfte so wenig einer Teilung fähig sein, wie Weismann's Id, und es ist deshalb nicht recht zu verstehen, dass Hertwig den von mir Weismann gemachten Vorwurf, dass ein Id, das sich geteilt habe, sich nicht wieder zum Ganzen vervollständigen könne, wiederholt. Ein Punkt der Hertwig'schen Polemik gegen Weismann nämlich „betrifft die Entstehung der Keime, welche die alten Evolutionisten, um die Kontinuität der Entwicklung zu erklären, in einander geschachtelt sein ließen. Diese Klippe umschiffte zwar Weismann, indem er die Keime für teilbar erklärt, aber uns den Beweis schuldig bleibt, inwiefern eine Teilbarkeit bei der unfassbaren Kompliziertheit der Architektur der fest untereinander verbundenen unendlich zahlreichen Teilchen überhaupt möglich ist.“ Trotz dieser Polemik gegen Weismann, zu der Hertwig wohl durch mein Buch „Gestaltung und Vererbung“ angeregt worden ist, versucht er es nicht zu zeigen, wodurch seine „Gesamtanlage“, in der die „zahlreichen“ Idioblasten in einer „gesetzmäßigen Zusammenordnung“, also doch wohl fest mit einander verbunden, enthalten sind, zu einer Teilung befähigt ist. Schon in seinem Buche über „Die Zelle und die Gewebe“ sagt er in Bezug auf seine Gesamtanlage: „Hier liegt der für unsere Vorstellung mit den größten Schwierigkeiten verbundene Teil der Theorie.“ Es wäre wohl zu wünschen gewesen, dass Hertwig diese größten Schwierigkeiten seiner Theorie einigermaßen zu lösen versucht hätte. Das hat er aber nicht gethan, und er geht in Heft I seiner „Zeit und Streitfragen der Biologie“ überhaupt nicht auf den Kernpunkt des Vorwurfes, den ich ihm gemacht habe, ein. In dieser Schrift nimmt er zwar, wie wir gesehen haben, als „Grundlage des Entwicklungsprozesses schon eine spezifisch und hoch organisierte Anlagesubstanz“ an, aber ob in dieser

Anlagesubstanz zahlreiche Idioblasten in einer gesetzmäßigen Zusammenordnung enthalten sind, gleich den Determinanten in Weismann's Iden, oder ob Hertwig eine gesetzmäßige Zusammenordnung der zahlreichen Idioblasten in der Gesamtanlage jetzt nicht mehr annimmt, darüber hat er sich leider nicht ausgesprochen. Mich will es fast bedünken, dass Hertwig seine frühere Annahme hat fallen lassen.

An dieser Stelle drängt sich mir noch eine Frage auf. „Auch von unserem Standpunkt aus“, sagt Hertwig, „bedürfen wir zur Erklärung des Entwicklungsprozesses der einzelnen Organismenarten verschiedener Arten von Anlagesubstanzen, die eine außerordentlich hohe¹⁾ Organisation besitzen.“ Hertwig spricht diesen Satz ohne jede Einschränkung aus. Mir ist es jedoch zweifelhaft, dass er für alle Organismenarten gelten soll. Soll er das wirklich, so würde also die Anlagesubstanz etwa einer Amöbe, die wir doch nur als ein außerordentlich tief organisiertes Tier betrachten können, eine außerordentlich hohe Organisation besitzen. Oder hat Hertwig sagen wollen, dass die Anlagesubstanz eines außerordentlich hoch organisierten Geschöpfes eine außerordentlich hoch organisierte sei? Dann wäre die eines außerordentlich tief organisierten Wesens auch eine außerordentlich tief organisierte. Was verstehen wir aber unter „hoher“ und „tiefer“ Organisation? In der Regel doch wohl den höheren oder niederen Grad der Differenzierung. Je differenzierter ein Tier ist, d. h. je ungleicher seine einzelnen Teile sind, desto höher organisiert ist es auch. Je weniger differenziert ein Organismus dagegen ist, d. h. je mehr seine einzelnen Teile einander gleichen, desto niedriger organisiert ist er. Ein hoch organisiertes Gliedertier ist z. B. die Ameise, ein niedrig organisiertes der *Peripatus*. Eine hoch organisierte Zelle finden wir bei den Infusorien, eine tief organisierte bei den Amöben. Ist nun die Anlagesubstanz eines *Peripatus* ebenso hoch organisiert wie die einer Ameise, die einer Amöbe ebenso hoch wie die eines Infusariums? Oder ist Hertwig's allgemeiner Satz von der außerordentlich hohen Organisation der Anlagesubstanzen in der angegebenen Weise einzuschränken? Auch im letzteren Falle würde immer noch der Satz bestehen, dass ein außerordentlich hoch organisiertes Tier auch eine außerordentlich hoch organisierte Anlagesubstanz besitzt. Nimmt Hertwig das an, so verfällt er in denselben Fehler wie Weismann, der die Charaktere eines ausgebildeten Organismus auf die Anlagesubstanz überträgt. „Eine Vererbungstheorie“, sagt Hertwig, „muss mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen sein.“ Aber mir will es scheinen, dass Hertwig's An-

1) Von mir gesperrt.

schauung von der außerordentlich hoch organisierten Anlagesubstanz nicht gut mit der Zellentheorie in Uebereinstimmung zu bringen ist. Wir dürfen die hohe Organisation des ausgebildeten Tieres nicht auf seine Anlagesubstanz zurückprojizieren, sonst verfallen wir in den von Hertwig bekämpften Weismann'schen Fehler. Die Beobachtung zeigt uns nicht, dass das Ei einer Ameise außerordentlich hoch organisiert ist, ebensowenig wie sie uns eine außerordentlich hohe Organisation im Kern eines Infusoriums erkennen lässt; und wenn jede Organismenart auch eine spezifische Anlage hat, so braucht diese Anlage deshalb in keinem Falle hoch organisiert zu sein; es genügt, dass sie organisiert ist. Die hohe Organisation eines Insektes oder eines Wirbeltieres tritt vielmehr erst ganz allmählich im Laufe der Ontogenese ein. Das scheint mir Hertwig vergessen zu haben, als er seinen Anlagesubstanzen eine außerordentlich hohe Organisation zuschrieb.

(Fortsetzung folgt.)

Was ist ein Keimblatt?

Von Dr. F. Braem in Breslau.

(Schluss.)

Nachdem wir die verschiedenen Vorstellungen über das Wesen der Keimblätter einer Kritik unterzogen haben, wird es vorteilhaft sein, auf die Wandlungen, denen diese Vorstellungen im Lauf der geschichtlichen Entwicklung unterworfen gewesen sind, einen Blick zu werfen. Wie ist der Begriff des Keimblattes entstanden, durch welche Thatsachen ist er befestigt worden und welche Beobachtungen haben auf ihn modifizierend eingewirkt?

Bekanntlich ist *Christian Pander* durch seine „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye“, Würzburg 1817, der Begründer der Keimblattlehre geworden. Denn wenn auch Kasp. Friedr. Wolff dieser Lehre insofern die Wege geebnet hat, als er den Tierleib aus blattartigen Gebilden sich aufbauen sah, welche durch Faltung die verschiedenen Organsysteme hervorbringen, so sind doch erst durch Pander diese Schichten bestimmt charakterisiert und gleichsam wissenschaftlich gestempelt worden. Pander konstatiert die beiden primären Keimblätter beim Hühnchen mit folgenden Worten: „Gegen die zwölfte Stunde besteht nun die Keimhaut aus zwei gänzlich verschiedenen Lamellen, einer innern, dickern, körnigen, undurchsichtigen, und einer äußern, dünnern, glatten, durchsichtigen, welcher letztern wir der genauern Bezeichnung und ihrer Entwicklung wegen den Namen des serösen Blattes geben, so wie wir die erstere das Schleimblatt heißen“ (S. 5 f.). Sodann entsteht „zwischen den beiden Blättern der Keimhaut eine dritte, mittlere [Schicht], in welcher

sich die Gefäße bilden, und die wir daher die Gefäßhaut nennen“ (S. 11). „Eigentlich beginnt in jeder dieser drei Schichten eine eigene Metamorphose, und jede eilt ihrem Ziele entgegen“ (S. 12).

Nach diesen Angaben kann es nicht zweifelhaft sein, welche Eigenschaften der Keimblätter für Pander die wesentlichen und die bestimmenden waren. Er beschreibt selbstverständlich zuerst die Lage und das Aussehen der Zellschichten, um die es sich handelt, aber das, was diese Zellschichten wichtig macht, das ist weder die Form noch die Lage, sondern der Umstand, das jede ihrem besonderen Ziele entgegensteht. Es ist die Funktion, welche der Keimschicht den Namen gibt, sei es, dass eine allgemeine Eigenschaft der aus dem Keimblatte hervorgehenden Organe, oder dass, wie beim dritten Keimblatt, das wichtigste oder augenfälligste dieser Organe selbst die Benennung veranlasst. Ein Keimblatt ist also nach Pander's Auffassung eine Embryonalschicht, aus der etwas Bestimmtes keimt, und nicht die Lage der Schicht, sondern die ihr „eigene Metamorphose“, d. h. die Qualität der aus ihr erwachsenden Organe, ist für das Wesen der Keimschicht maßgebend. Der ursprüngliche Begriff der Keimblätter ist demnach der physiologische.

Zwei Jahre nach dem Erscheinen von Pander's Schrift begann K. E. v. Baer auf dem Forschungsgebiete seines Jugendfreundes und Studiengenossen weiterzuarbeiten. Als Frucht einer fast zehnjährigen Thätigkeit, welche nur hinsichtlich der Untersuchungen, sicher nicht der Gedankenarbeit, durch die Gründung des zoologischen Museums in Königsberg gehemmt worden war, erschien 1828 der erste Teil „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion“ (Königsberg). Dieses Pander gewidmete Buch, das trotz unserer erweiterten Detailkenntnis noch heute demütigend jung erscheint, erweitert die kurzen sachlichen Angaben Pander's vornehmlich nach der philosophischen Seite hin, so dass eigentlich jetzt erst von einer „Theorie der Keimblätter“ die Rede sein kann. Auch Baer bezeichnet die primären Keimblätter als „seröses“ und „Schleim“-Blatt. Aber schon im Anfang des ersten Kapitels (S. 9, Anm.) bemerkt er, die Benennung „seröses“ Blatt sei „wenig passend“ und müsse „einst mit einer neuen vertauscht werden, da diese Schicht, jetzt zwar wie ein bloßer Ueberzug erscheinend, doch die Grundlage des ganzen animalischen Theiles ist. Darnach könnte man sie etwa das animalische Blatt nennen“. Bald darauf (S. 20, Anm.) äußert er sich ausführlicher. „Pander's Benennungen: seröses Blatt und Gefäßblatt, sind nicht recht passend. Indessen habe ich die Namen nicht verändern wollen, theils weil die Pander'schen Benennungen . . . allgemeinen Eingang gefunden haben, und eine Unterscheidung der Schichten in der Keimhaut ein Wendepunkt in dem Studium der Entwicklungsgeschichte geworden ist und den spätern Forschungen das wahre Licht angezündet hat, theils weil

ich noch keine ganz konsequent durchgeführte zu geben weiß. Das Wesentliche in der Schichtung scheint mir nur in der Vorbereitung zu künftigen Bildungen zu bestehen. Wie nämlich aus dem weiteren Verlaufe der Darstellung erhellen wird, tritt beim Uebergange des zweiten Tages in den dritten eine Spaltung des Embryo und der Keimhaut in einen animalischen und einen plastischen Teil auf. Wenn die Spaltung erfolgt ist, hat jede Lage zwei Schichten, in der untern Lage ist ein Schleimblatt und ein Gefäßblatt, jedes von eigentümlicher Organisation. In der obern Lage sind auch zwei Schichten, die im Embryo deutlich zu unterscheiden sind als zukünftige Haut und der animalische Teil des Leibes. . . . Allein am ersten Tage ist eigentlich nur eine obere glatte, und untere körnige Begrenzung. Dazwischen ist Etwas, das kein kontinuierliches Blatt für sich ist. Auch ist es zu viel, um es allein auf das künftige Gefäßblatt zu beziehen, wenn auch allerdings in ihm das Blut sich bildet“. Noch bestimmter spricht Baer sich im zweiten Teile (Königsb. 1837, S. 46) über die Keimblätter aus, und hier wird auch für das primäre untere Blatt, vor Entwicklung des mittleren, eine neue Bezeichnung eingeführt. Der Keim „trennt sich in zwei Hauptblätter, ein oberflächlicheres und ein tieferes, beide scheiden sich wieder in zwei Schichten, welche sich aber nicht völlig von einander trennen. Aus dem oberflächlicheren Blatte bilden sich die animalischen Teile des Embryo, aus dem tiefern die vegetativen oder plastischen. Hiernach wollen wir beide Hauptblätter das animalische und das vegetative benennen. (Das animalische Blatt ist das seröse Blatt Pander's, das vegetative besteht aus Pander's Gefäßblatt und Schleimblatt.)“

Dies alles bedarf keiner Erläuterung. Baer spricht es klar aus, dass „nur in der Vorbereitung zu künftigen Bildungen“ das Wesen der Schichtung bestehe. Nur weil die Pander'schen Termini das eigentlich Bedeutsame im Charakter der künftigen Bildungen nicht scharf genug ausdrücken, werden sie durch neue ersetzt. Die Keimblätter sind Organbildner und die Qualität der Organe entscheidet über den Wert des Keimblattes.

Im Grunde greift Baer hier noch nicht über den Kreis der Anschauungen Pander's hinaus. Er überschreitet ihn aber alsbald insofern, als er die Keimblattbildung für einen Ausdruck der Differenzierung erklärt, jenes Vorrückens vom Allgemeinen zum Besonderen, auf welchem alle und jede Entwicklung in letzter Instanz beruht. Nach Baer ist die Keimhaut „gewissermaßen eine Ausbreitung des Embryo“ (II, S. 44). „Offenbar kann man den ganzen Keim . . . als den ungeformten Leib des Tieres selbst betrachten, der nichts ist, als ein großer, nicht geschlossener Darmsack“ (I, S. 20). Durch Differenzierung gestaltet sich dieser Keim zum Embryo (I, S. 153 ff.), und zwar „lassen sich drei Formen der Differenzierung unterscheiden.

Durch Sonderung wird zuvörderst der Keim in heterogene Lagen geteilt, die bei fortgehender Entwicklung immer mehr Eigentümlichkeit gewinnen, aber schon im ersten Auftreten eine Anlage zu dem Gefüge verraten, das sie später auszeichnen soll“. Diese Lagen sind die beiden ursprünglichen Keimblätter, von denen sich jedes wieder in zwei Blätter teilt, das untere in das Schleimblatt und das Gefäßblatt, das obere in die Haut und die Teile, „welche das Knochen-, Faserhaut-, und das Muskelsystem mit den dazu gehörigen Nerven in der Indifferenz enthalten“. So entstehen vier Schichten, zu denen sich innerhalb der Hautschicht noch eine fünfte als „Schicht für die Centralteile des Nervensystems“ hinzugesellt. Diese Vorgänge bezeichnet Baer als „die primäre Sonderung“.

Durch Krümmung werden die Schichten alsdann zu Röhren, und diese nennt Baer „die Fundamentalorgane, da aus ihnen die speziellen Organe sich allmählich ausbilden. Ihr gegenseitiges Lageungsverhältnis ist notwendiges Produkt der primären Sonderung und des Schema der Entwicklung“ (S. 164).

„Außer der Differenzierung in Blätter erfolgt später eine andere im Innern der Blätter, indem sich Knorpel-, Muskel- und Nervenmasse scheiden, ein Teil der Masse aber flüssig wird und in die Bahn des Blutes übergeht“. Dies ist „die histologische Sonderung“.

„Eine dritte Form der Differenzierung ist vorzüglich eine Differenzierung der äußern Gestaltung“. So scheidet sich die Nervenröhre in Sinnesorgane, Hirn und Rückenmark, die Schleimhautröhre in die verschiedenen Abschnitte und Anhangsorgane des Darmes. Diese Differenzierung, deren Besonderheit vornehmlich „in einem vermehrten oder verminderten Wachstum“ besteht, nennt Baer „die morphologische Sonderung“.

Ist es nun auch nicht möglich, zwischen diesen drei Differenzierungs-epochen und namentlich zwischen den letzteren beiden eine scharfe Grenze zu ziehen, so ist es doch völlig klar, dass Baer die Keimblätter als die ersten erkennbaren Differenzierungsprodukte des Keimes auffasst und in jedem eine Einheit bestimmter Organe erblickt. Wie der ganze Organismus im Keim, so sind in den Keimblättern gewisse physiologisch verwandte Organsysteme enthalten. Auch sind die Keimblätter ihrem Wesen nach keine Neubildungen, sondern sie selbst lagen schon in dem Keim, aus dem sie im Verlauf der Entwicklung nur morphologisch hervortraten. Denn „nirgends ist Neubildung, sondern nur Umbildung“ (S. 156).

Schon ein Jahr nach der Veröffentlichung des ersten Teiles von Baer's Entwicklungsgeschichte wurde die Geltung der Keimblattlehre auch für einen Vertreter der Wirbellosen nachgewiesen. In seinen „Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebeses“,

Leipz. 1829, gab *Heinr. Rathke* eine „Vergleichung zwischen der Bildung und Entwicklung der Wirbeltiere auf der einen, und des Flusskrebses auf der anderen Seite“. Auch beim Krebs beginnt die Entwicklung mit der Differenzierung eines inneren und eines äußeren Keimhautblattes. „Jenes liegt dem Dotter dicht an und entspricht dem Schleimblatte der Wirbeltiere, und wird zunächst zur Erzeugung des Darmkanales und eines besonderen Dottersackes verwendet. Dieses dagegen ist im Wesentlichen dem serösen Blatte der Wirbeltiere gleichzustellen, insofern es . . . die Leibeswand des Embryos bildet, aus welcher darauf sowohl die verschiedenen Gliedmassen, als auch die Centralteile des Nervensystems ihren Ursprung nehmen. Ein besonderes und für sich bestehendes Gefäßblatt ist niemals bemerkbar“, es ist „mehr der Idee, als der Wirklichkeit nach vorhanden“ (S. 80 f.). Was Rathke hier die „Idee“ des Keimblattes nennt, ist offenbar die Funktion desselben, der gegenüber die morphologische Sonderung als etwas Sekundäres und Accidentielles erscheint; wie er denn auch die primären Keimblätter bei Krebs und Wirbeltieren in erster Linie für „analog“ erklärt, allerdings mit dem Bemerken, „dass auch der Urteil [d. h. der mittlere Teil der Keimscheibe] des Embryos in Hinsicht der räumlichen Beziehung, in welcher alle übrigen neu entstandenen Organe zu ihm stehen, bei ihnen allen gleichbedeutend ist“ (S. 90).

Die folgenden zwanzig Jahre brachten für die Keimblattlehre nichts wesentlich Neues, da auch der zweite Teil von Baer's Entwicklungsgeschichte nur eine weitere Ausführung und Bestätigung der Grundgedanken des ersten enthält. Wichtig wurde die Arbeit von *T. H. Huxley*, *On the Anatomy and the Affinities of the Family of the Medusae*, Philos. Trans. Lond. 1849, S. 413 ff., wo zum ersten Mal die physiologische Verwandtschaft der beiden Hauptschichten des Cölenteratenkörpers mit den Keimblättern der höheren Tiere auf Grund spezieller Untersuchung betont wurde. „A complete identity of structure connects the 'foundation membranes' of the Medusae with the corresponding organs in the rest of the series; and it is curious to remark, that throughout, the outer and inner membranes appear to bear the same physiological relation to one another as do the serous and mucous layers of the germ; the outer becoming developed into the muscular system and giving rise to the organs of offence and defence; the inner, on the other hand, appearing to be more closely subservient to the purposes of nutrition and generation“ (S. 425 f.). Man sieht, dass auch diese Parallele auf der Funktion der Schichten beruht. Nicht weil die Blätter gleiche Lagebeziehungen haben, sondern weil sie die gleiche Arbeit verrichten, werden sie zu einander gestellt. Ihre Analogie ist die Hauptsache.

Rob. Remak's „Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere“, Berl. 1851—55, gaben eine neue Darstellung der Keimblattbildung

mittlere Keimblatt abwichen. Während nach Baer die beiden Hauptschichten des Mesoderms durch Spaltung je eines der beiden primären Blätter entstehen sollten, führte sie Remak allein auf die Spaltung des unteren Blattes zurück, so dass jetzt wieder nur von drei sekundären Blättern die Rede sein konnte. Die beiden mittleren der vier sekundären Schichten Baer's entstanden ihrerseits durch Teilung einer einzigen Schicht, die nach Ursprung und Lage ganz dem Gefäßblatte Pander's entsprach. Hinsichtlich der Auffassung der Keimblätter vertrat jedoch Remak durchaus den physiologischen Standpunkt seiner Vorgänger. Auch er charakterisierte die Keimblätter nach ihren organologischen Leistungen. Er unterschied das obere als sensorielles oder Sinnesblatt, das mittlere als motorisch-germinatives Blatt, das untere als trophisches oder Drüsenblatt.

Inzwischen hatte *Geo. J. Allman* (On the Anatomy and Physiology of *Cordylophora*; Philos. Trans. Lond. 1853, S. 367 ff.) die beiden Hauptschichten der Hydroidpolypen als Ekto- und Entoderm bezeichnet; zwei Ausdrücke, die ganz ohne Rücksicht auf die Vergleichung gewählt waren und lediglich dazu dienen sollten, eine klare Terminologie für eine bestimmte Tiergruppe zu schaffen.

Ich weiß nicht, wer der Erste gewesen ist, der diese Namen auch für die primären Embryonalblätter der höheren Tiere gebraucht hat. An und für sich wäre die Namensübertragung von keiner Bedeutung gewesen, da die Wesensgleichheit der Blätter bereits von Huxley mit aller Klarheit betont war. Dennoch ist sicher, dass eine solche Bezeichnung unmerklich dazu führen musste, dass man die Lage der Schichten als etwas zum Wesen derselben Gehöriges ansah und sich gewöhnte, die Keimblätter weniger als Repräsentanten bestimmter Organsysteme, denn vielmehr als äußere und innere Schicht, als Ekto- und Entoderm im Wortsinne, zu betrachten.

Durch das in weitem Umfange betriebene Studium der Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen wurden in der Folgezeit namentlich die Anschauungen über die Entstehung der Keimblätter berichtigt. Man fand, dass die Keimblätter nicht immer durch einen Spaltungsprozess gebildet wurden, sondern dass sie häufig das Resultat einer Faltung waren. Es ist bekannt, dass in erster Linie durch die Arbeiten Kowalewsky's diese Einsicht gefördert wurde.

Das lebhafteste Interesse, das mittlerweile durch den Darwinismus für descendenztheoretische Betrachtung geweckt worden war, musste die Frage entstehen lassen, welche von beiden Bildungsweisen als die ursprünglichere zu gelten habe; ob die Abspaltung oder die Einfaltung, die Delamination oder die Invagination; oder ob überhaupt eine von beiden. Häckel, Metschnikoff und Ray Lankester, Anderer

Häckel's „Gastrula“ entsprechend, der Entwicklungsgeschichte aller Tiere mit Ausnahme der Protozoen gemeinsam sei. Bezüglich der Entstehungsweise der Planula äußerte er sich mit einiger Zurückhaltung dahin, dass die Delamination aus der Invagination abgeleitet werden könne. In seiner unten zitierten späteren Schrift (S. 402) trat er jedoch, schon im Gegensatz zu Häckel, der Auffassung bei, dass wohl eher die Delamination als der primitive Vorgang angesehen werden müsse.

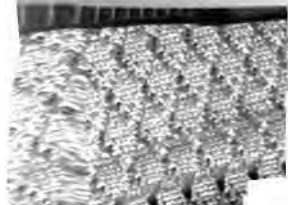
Der ruhigen Diskussion über diese Verhältnisse wurde durch Häckel's „Gasträa-Theorie“ ein Ende gemacht¹⁾. Bekanntlich gipfelt dieselbe in folgenden Sätzen: Die Gastrula ist ein allen Metazoen eigentümlicher Entwicklungszustand. Sie entsteht aus der einschichtigen Keimblase durch Einstülpung. Die der Gastrula entsprechende Urform der Metazoen hat als Gasträa während der laurentischen Periode gelebt. Aus der Homologie der verschiedenen Gastrulaformen folgt die Homologie der primären Keimblätter.

Obwohl diese Theorie nichts enthält, was nicht vor und neben Häckel auch von Anderen wäre erwogen worden, so hatte bis dahin doch Niemand in so entschiedener Weise auf die einschlägigen Fragen geantwortet. Häckel's Theorie war frei von jeder Blässe des Zweifels, und gerade diese Bestimmtheit riss die Zweifelnden fort. Dazu kam die eigene Art Häckel's, Alles gewissermaßen „sub specie“ des Darwinismus zu betrachten und darzustellen, so dass einerseits jetzt erst alle Beziehungen des Problems klar hervortraten, andererseits die Meinung erweckt wurde, als folgten diese speziellen Ansichten mit Notwendigkeit aus dem Darwinismus oder gar der Descendenztheorie überhaupt. Auch das schematisch Anschauliche des Einstülpungsvorgangs wirkte bestechend, und man übersah vielfach, wie schwer gerade dieser Vorgang biologisch verständlich gemacht werden könne. So geschah es, dass man trotz des Widerspruchs Einzelner die Häckel'sche Lehre fast allgemein annahm und sie der Betrachtung der Keimblätter zu Grunde legte.

Insofern die „Stamm-Mutter Gasträa“ den eigentlichen Mittelpunkt der ganzen Theorie bildete, war die letztere das einfache Ergebnis des sog. „biogenetischen Grundgesetzes“. Die Ontogenie ist eine Rekapitulation der Phylogenie, und deshalb muss ein allen Metazoen

1) On the Primitive Cell-layers of the Embryo as the Basis of Genealogical Classification of Animals etc., Ann. a. Mag. Nat. Hist., Ser. 4, Bd. 11 (1873), S. 321 ff. — Notes on the Embryology and Classification of the Animal Kingdom. Quart. Journ. Micr. Sc., Bd. 17 (1877), S. 399 ff.

2) Aufsätze zur Gasträatheorie, 1873–1877. Vergl. die Kalkschwämme, Bd. I, 1872.



gemeinsames Entwicklungsstadium auf eine gleichbeschaffene phylogenetische Urform schließen lassen. Wenn es feststand, dass die Gastrula solch ein Entwicklungsstadium war, so stand es nach dem biogenetischen Grundgesetze auch fest, dass die Gastrula die Stamm-Mutter der Metazoen war. Es mag erlaubt sein, bei dieser Gelegenheit darauf hinzuweisen, dass gerade das biogenetische Grundgesetz am wenigsten für neu gelten konnte.

Nicht allein, dass Fritz Müller in seiner Schrift „Für Darwin“, Leipz. 1864, dieses Gesetz bereits scharf formuliert hatte, dasselbe war ein allgemein verbreiteter Glaubenssatz der naturphilosophischen Schule. Nur einige Belege dafür mögen hier Platz finden. Oken, welcher den Metazoenkörper als „eine Synthesis der Infusorien“ auffasste, sagt i. J. 1805¹⁾: „Da jedes Tier, auf welcher Stufe es auch stehe, doch die ganze Tierheit in seinem Schooße ernährt, so müssen alle diese angegebenen Glieder [d. i. die Repräsentanten der einzelnen natürlichen Ordnungen, Pflanze, Polyp, Wurm, Schnecke, Insekt, Fisch u. s. w.] in demselben Verhältnis sich im Embryo entwickeln, wie die ganze Tierwelt sich allmählich loswand“; eine Ansicht, die er ausführlich zu begründen sucht. Meckel schreibt in seinen „Beiträgen zur vergleichenden Anatomie“, Bd. II, Heft 1, Leipz. 1811, auf S. 1—60 einen „Entwurf einer Darstellung der zwischen dem Embryozustande der höhern Tiere und dem permanenten der niedern stattfindenden Parallele“. „Es gibt, sagt er, keinen guten Physiologen, den nicht die Bemerkung frappiert hätte, dass die ursprüngliche Form aller Organismen eine und dieselbe ist, und dass aus dieser einen Form sich alle, die niedrigsten wie die höchsten, so entwickeln, dass diese die permanenten Formen der erstern nur als vorübergehende Perioden durchlaufen. Aristoteles, Haller, Harvey, Kiemeier, Autenrieth und mehrere andere haben diese Bemerkung entweder im Vorübergehen gemacht oder, besonders die letztern, hervorgehoben und für die Physiologie ewig denkwürdige Resultate daraus abgeleitet. — In dem Maße, als ein Tiergeschlecht bestimmt ist, nach vollendeter Entwicklung eine höhere Stelle einzunehmen, durchläuft es die niedern Stufen schneller“. K. E. v. Baer behandelt auf S. 199 ff. des ersten Bandes der Entwicklungsgeschichte (1828) „Die herrschende Vorstellung, dass der Embryo höherer Tiere die bleibenden Formen der niederen Tiere durchlaufe“. Er betont, dass „wenige Darstellungen von Verhältnissen in der organischen Welt so viel Beifall gefunden haben“ als diese. In dem mit köstlichem Humor geschriebenen Kapitel erörtert er, wie der auf das Trockene wandernde Fisch allmählich Lungen hervorbringt, „wozu nur erfordert wird, dass einige Generationen sich unterdessen ohne Atmung behelfen“; wie die Stammeltern der Reih

1) Oken, Die Zeugung, Bamb. u. Würzb. 1805, S. 128.

ihren Hals oft ausstrecken mussten, um Fische zu fangen, und wie sie ihn dadurch wirklich verlängerten. „Die Jungen bekamen nun schon etwas ausgezogene Häse mit auf die Welt, und kultivierten dieselbe Unart, die ihren Nachkommen noch längere Häse gab, woraus denn zu hoffen ist, dass, wenn die Erde nur recht alt wird, der Hals der Reiher gar nicht mehr zu messen sein werde“. So entwickelte sich aus der tiefer stehenden Form die höhere, und „die individuelle Metamorphose“ war nur eine Wiederholung der „Metamorphose des Tierreiches“. „Immer, bemerkt Baer dazu, waren diejenigen, denen am meisten spezielle Kenntnisse zu Gebote standen, vorsichtiger und unbestimmter, während diejenigen, die ihnen folgten, viel bestimmter auftraten. Mir scheint die ganze Lehre mehr eine Entwicklungsstufe der Naturwissenschaft, als das Eigentum eines einzelnen Mannes. Man erkannte den verschiedenen Grad der Ausbildung in den verschiedenen Tierformen. Man lernte einsehen, dass diese Tierformen als Modifikationen von einander zu betrachten sind. Es war natürlich, ja notwendig, dass man versuchte, die einfachste Form dieser Modifikationen durchzuführen, die der unmittelbaren Entwicklung aller Formen aus einer. Diese Entwicklung nun als historisch begründet anzunehmen, ist nur als ein kleiner Schritt weiter zu betrachten, zu welchem die Konsequenz führen musste. Eine Vergleichung mit der individuellen Entwicklung gehörte dann notwendig in denselben Ideenkreis, und es ist auf jeden Fall ein Verdienst, den Versuch zu machen, wie weit sich die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte in denselben einführen lässt“ (S. 201, Anm.).

Die Häckel'sche Theorie war mehr als ein solcher Versuch. Sie war ein Dogma. Aus dem Gedankenkreise, der länger als ein halbes Jahrhundert am geistigen Horizonte geschwebt hatte, war plötzlich, wie der Tropfen aus einer Wolke, das Dogma herniedergefallen. Wie Göthe die Urpflanze gesucht hatte, so hatte man, mehr oder minder bewusst, das Urtier gesucht. Jetzt, in der Gastrula, meinte man es gefunden zu haben.

War die Gastrula ein allen Metazoen eigentümlicher Formzustand, so konnte an der Homologie der primären Keimblätter kein Zweifel sein. Das war so einfach und zwingend, dass man garnicht des Zirkels gewahr wurde, der darin lag. Im Grunde handelte es sich um ein Wortspiel. Was war die Gastrula anders, als die Gemeinschaft der beiden primären Keimblätter im Zustande einer bestimmt vorgezeichneten morphologischen Differenzierung? War die Gastrula homolog, so waren es auch die Keimblätter. Das heißt: wenn die Keimblätter überall auf gleiche Weise entstehen und gleiche Lagebeziehungen haben, so sind sie homolog. Das hatte gegolten, so lange es eine Homologie gab.

Man übersah völlig, dass die Voraussetzung ebenso wenig erwiesen war wie die Folgerung. Da man aber die erstere für gewiss hielt,

so galt auch die letztere für gewiss, und man begann die Homologie der Keimblätter als etwas zum Wesen derselben Gehöriges zu betrachten. Ja man kehrte das ganze Verhältnis um und schloss aus der Homologie der Keimblätter geradezu auf die Homologie der Gastrula. Weil die Keimblätter homolog sind, deshalb musste auch in den Fällen, wo eine Gastrula gar nicht zu finden war, diese Gastrula ehemals bestanden haben und nur im Lauf der Entwicklung morphologisch unkenntlich geworden sein. Aus einer unbewiesenen Voraussetzung hatte man Schlüsse gezogen und aus den Schlüssen bewies man wiederum die Voraussetzung.

Damit ging Hand in Hand eine Entartung des Begriffes der Homologie. Homolog war nicht nur das, was gleich gelagert oder auf gleiche Weise entstanden war, sondern auch das, was phylogenetisch auf gleiche Weise entstanden gedacht werden konnte. Indem man einen Entwicklungszustand nach Belieben für gefälscht oder verwischt erklärte, war man in der Lage, eine Homologie auch da zu entdecken, wo sie thatsächlich nicht vorhanden war. Man konstatierte alsdann eine Homophylogenie, und das genügte.

Als homophylogen konnte natürlich so ungefähr Alles gelten, was möglich war. Welcher Formzustand ließe sich nicht durch eine Reihe von unkontrollierbaren Wandlungen aus einem anderen entstanden denken! Man legte daher weder auf die Form, noch auf die Bildungsweise der Gastrula den geringsten Wert. Ob das innere Blatt durch Delamination, polare Wucherung, Epibolie oder Invagination, ob es als zweite oder als dritte Schicht seinen Ursprung nahm, war völlig gleichgiltig. Es war a priori gewiss, „dass überall die Gastrula ursprünglich [!] auf dieselbe Weise entsteht, nämlich durch Einstülpung der Blastula“, und damit war denn für alle Fälle die „Homologie“ der Keimblätter „bewiesen“¹⁾.

Von diesem ganzen Gewebe von Scheinlogik bleibt bei genauerer Prüfung nichts übrig, als die schlichte Behauptung, dass die Keimblätter homolog seien. Ein Beweis dafür ist niemals erbracht worden. Verweilen wir einen Augenblick bei der Frage, wie ein solcher Beweis sich hätte gestalten müssen.

Homolog ist nach Rich. Owen's bekannter Definition „ein und dasselbe Organ in allem Wechsel seiner Form und Funktion“. Suchen wir dies auf die Keimblätter anzuwenden, so ergibt sich zunächst eine Frage, die Häckel mit keiner Silbe erörtert, die Frage: was ist ein Keimblatt? Denn ehe von der Homologie eines Organs die Rede ist, muss man doch wissen, um welches Organ es sich handelt. Man muss das Keimblatt kennen, ehe man über seine Homologie urteilen kann.

Wir haben gesehen, dass der Begriff des Keimblattes von Anbeginn ein physiologischer war: Die Funktion verlieh einer Zellschicht den

1) Häckel, Anthropogenie, 4. Aufl., Leipzig, 1891, S. 175.

Charakter des einen oder des anderen Keimblattes. Indem Hückel diesen historisch gegebenen Begriff übernahm, musste die Analogie der Keimblätter von vorn herein für ihn feststehen. Damit war auch zugleich die Eventualität eines Funktionswechsels ausgeschlossen, weil der Begriff des Keimblattes durch die Funktion bestimmt war und mit dem Wechsel der letzteren das Keimblatt selber gewechselt hätte; so dass folglich allein von einem Wechsel der Form der Keimblätter die Rede sein konnte und die Owen'sche Definition nach dieser Seite hin präzisiert war.

Die Frage nach der Homologie der Keimblätter trifft also nahe zusammen mit der „Frage nach der Homologie der analogen tierischen Gewebe“, wie schon Kleinenberg das Problem formuliert hatte, freilich ohne selbst daran festzuhalten¹⁾.

Ein Organ, dessen Form unendlich variabel ist, kann morphologisch nur durch seine Lage erfasst werden. Diese Konstanz der Lage bildet das eigentliche Wesen der Homologie. Bezüglich der Homologie der Keimblätter würde es also darauf ankommen, nachzuweisen, dass diejenigen Funktionen, welche den Begriff eines Keimblattes ausmachen, unter allen Umständen an eine durch ihre Lage bestimmbare morphologische Einheit geknüpft sind. Die nämliche morphologische Einheit, welche in einem Falle die wesentlichen physiologischen Charaktere eines Keimblattes in sich vereint, müsste auch in jedem anderen Falle als morphologische Einheit zu erkennen sein; und zwar müssten dann nicht nur jene wesentlichen Charaktere des Keimblattes in dieser morphologischen Einheit wiederkehren, sondern alle Organe, die dort in dem Keimblatte vereinigt waren, müssten, sofern sie überhaupt differenziert werden, auch hier in demselben Keimblatte vertreten sein, weil sonst immer nur die Homologie gewisser Organe, nicht aber des Keimblattes, als morphologischer Einheit, erwiesen wäre.

Wenn z. B. im zweischichtigen Stadium des *Amphioxus* die innere Schicht den Darm, die äußere die Haut und das Nervensystem repräsentiert, so ist eo ipso die innere Schicht als Entoderm, die äußere Schicht als Ektoderm zu betrachten, wobei es einstweilen ganz gleichgültig wäre, welche anderen Organsysteme außerdem noch aus diesen

1) Kleinenberg, *Hydra*, Leipz. 1872, S. 84. — Der Ansicht Kleinenberg's, dass das definitive Ektoderm der *Hydra* ausschließlich als Nervenblatt, nicht als Hornblatt fungiere und somit nur einem Teile des Ektoderms der Wirbeltiere analog sei, liegt der morphologische Befund, dass die primäre äußere Keimschicht in die Schale übergehe, zu Grunde. Kleinenberg ist also in der Ermittlung des Analogen nicht unbefangen, er setzt voraus, dass nur das Homologe auch analog sein könne. Er behauptet tatsächlich die Analogie des Homologen, statt die Homologie des Analogen zu diskutieren. Dies letztere thut er nur scheinbar, da er das Analoge auf Grund der Homologie ermittelt hat.

kürzlich erschienenen Aufsätze¹⁾ zu dem Resultat, „dass alle wichtigsten Organe bei den *Botryllus*-Knospen vom Ektoderm, bei *Polyclinum* vom Entoderm gebildet werden“; so dass selbst bei so nahe verwandten Formen, wie es *Botryllus* und *Polyclinum* sind, das Analoge nicht homolog, und das Homologe nicht analog ist.

Wenn man trotz alledem an der Homologie der Keimblätter, d. h. an der Homologie des Analogen, festhält, so ist das nur dadurch erklärlich, dass man das Wort „homolog“ in einem ganz anderen Sinne braucht, als es sonst üblich ist. Schon dass man da schlechthin von Homologie spricht, wo nur eine Homophylogenie, d. h. eine ehemalige Homologie, gemeint wird, muss als eine Fälschung des Begriffes bezeichnet werden. Indessen scheint es, als wolle man auch den Unterschied zwischen Homologie und Analogie nicht mehr anerkennen. In der Anthropogenie (4 A., S. 175) zieht Hæckel aus der Gasträtheorie den Schluss, dass die primären Keimblätter „überall als gleichbedeutend oder ‚homolog‘“ zu betrachten seien. Nun ist aber doch wohl „gleichbedeutend“ dem Sinne nach nicht identisch mit homolog, sondern es ist identisch mit analog. Wir sehen also, dass die Gasträtheorie am Ende nichts weiter besagt, als was von Anfang an feststand, dass nämlich die Keimblätter gleichbedeutend, d. i. analog, seien; wenn Hæckel dafür das Wort „homolog“ setzt, ein Ausdruck, der sonst die Gleichheit der Lage zu bezeichnen pflegte, so ist das eine Sache für sich, es ist nur ein Sprachgebrauch. —

In dem richtigen Gefühl, dass die Homologie und die Analogie der Keimblätter unvereinbar seien, gaben die Brüder Hertwig die Analogie preis, um lediglich eine Homologie der Keimblätter gelten zu lassen. Sie brachen auf diese Weise vollständig mit der historischen Tradition, wonach die Analogie das Fundament der Keimblattlehre war. Aber weit entfernt, sich dieses Umstandes bewusst zu sein, glaubten sie vielmehr mit dem älteren Keimblattbegriffe pactieren zu können, und so kam es, dass ihr Reformversuch in den ersten Anfängen stecken blieb. Die Hertwig'sche Auffassung will nur eine Variante der Hæckel'schen sein, auf deren Grundlagen sie weiterbaut. Auch die Brüder Hertwig halten die Homologie der primären Keimblätter für bewiesen durch die Homologie der Gastrula, während die Gastrula doch nichts Anderes ist als eine ideelle Kombination zweier analoger Keimschichten. Für die primären Keimblätter bleibt also das Prinzip der Analogie ganz unangetastet, es bleibt nach wie vor die alleinige Basis der Homologie; so dass die Homologie der primären Keimblätter hier, wie bei Hæckel, eigentlich nur auf dem Papier steht.

Immerhin ist durch die Brüder Hertwig eine neue Bahn der entwicklungsgeschichtlichen Betrachtung wenigstens angedeutet worden.

1) Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwicklungsmechanik der Ascidienknospung. Anat. Anz., Bd. X (1894/95), S. 223.

Zum ersten Mal war der Versuch gemacht worden, die Frage der Homologie für sich allein zu erörtern. Wurde der Versuch auch nicht durchgeführt, so war doch die Tendenz wichtig.

Dieser Tendenz wird man in Zukunft wohl oder übel folgen müssen, da sich die Wissenschaft auf die Dauer unmöglich mit einem Dogma begnügen kann.

Will man aber die Frage nach der Homologie der Keimschichten an der Wurzel fassen, so wird man sie vor Allem von der Frage nach der Homologie der Keimblätter zu scheiden haben. Denn etwas Anderes ist das Keimblatt und etwas Anderes die Keimschicht. Mit dem Begriff des Keimblattes ist untrennbar der Begriff der Analogie verknüpft, und dieser hat mit der Frage nach der bloßen Homologie durchaus nichts zu thun. Es soll sich nicht darum handeln, ob gewisse physiologisch gleichwertige Organkomplexe homolog sind, sondern einfach darum, welche Teile des Keimes ohne Rücksicht auf ihre funktionelle Bedeutung homolog sind; so dass immer die Frage zu beantworten wäre, ob die homologen Teile auch wirklich Keimblätter sind, und wenn sie es sind, ob sie auch gleichnamige Keimblätter sind. Denn da von der Analogie der Schichten in diesem Falle ganz abzusehen ist, so wäre es theoretisch sehr wohl möglich, das eine Keimblatt dem anderen homolog zu setzen. Es könnte das Entoderm dem Mesoderm oder das Ektoderm dem Entoderm homolog sein. So befremdlich das klingt, so liegt doch etwas Aehnliches bei den Bryozoen vor, wo die dem Entoderm der Cölenteraten homologe Keimschicht gänzlich zu Grunde geht, das definitive Entoderm aber von dem äußeren Blatte der primären Gastrula gebildet wird. Hier findet also in Wirklichkeit eine „Hypergastrulation“ statt, die der Gastrulation der Cölenteraten entwicklungsgeschichtlich nicht gleichsteht, sondern eine Gastrulation zweiter Instanz repräsentiert. Das funktionierende Entoderm der Bryozoen, d. h. die resorbierende Darmschicht, geht aus einer dem Ektoderm der Cölenteraten homologen Keimschicht hervor, das Entoderm der Cölenteraten aber fehlt. Höchstens könnte man diesem das mesodermale Blatt der Bryozoen homolog setzen, indem man dasselbe als einen Rest des durch primäre Gastrulation entstandenen inneren Blattes auffasste. —

Vielleicht wäre es vorteilhaft, wenn man die homologen Keimschichten zum Unterschiede von den analogen Keimblättern mit besonderen Namen bezeichnen wollte. Auf diese Weise würde der fortwährenden Vertauschung der beiden Begriffe ein Ziel gesetzt werden, so weit das durch äußere Mittel überhaupt möglich ist. Da jedoch in einer Zeit, wo Jeder für seinen terminologischen Hausbedarf selber sorgt, keine Hoffnung besteht, dass man sich über die Ausdrücke einigen werde, so würden Vorschläge einstweilen nutzlos sein. Das aber kann verlangt werden, dass die Autoren, welche entwicklungs-

geschichtliche Gegenstände behandeln, in ihrer Auffassung der Keimblätter, es sei nun die morphologische oder die physiologische, sich selbst treu bleiben. Denn die Art, wie man gegenwärtig, um sich im Fahrwasser der Gasträatheorie halten zu können, zwischen dem Begriffe der Analogie und der Homologie, zwischen der physiologischen und der morphologischen Auffassung der Keimblätter hin und her kreuzt, kann nur dem gerechtfertigt erscheinen, dem die Gasträatheorie Selbstzweck ist.

8. Februar 1895.

Tierwelt der hochalpinen Seen.

Von Dr. phil. Othmar Emil Imhof.

Die Kenntnisse über die Fauna der hochalpinen Seen haben wieder eine ansehnliche Bereicherung erfahren durch die neueste Abhandlung von

F. Zschokke: Die Fauna hochgelegener Gebirgsseen¹⁾.

In hervorragendem Maße fördert dieser Beitrag das Wissen über das Tierleben in den höchstgelegenen Seen der Alpen und reift die Frage nach den höchsten Grenzen der Tierwelt der Gewässer und nach den Gesetzen, welche die vertikale Tierverteilung bedingen.

Noch nie, schreibt der Autor dieser Arbeit, ist die Frage nach der oberen Grenze tierischen Lebens im Süßwasser zusammenhängend und auf breiter Basis behandelt worden.

Der Beitrag besteht aus zwei Teilen: I. Frühere Beobachtungen

II. Eigene Untersuchungen.

I. Teil. a. Alpen. Die Einleitung zu diesem Abschnitt enthält eine kurze Darlegung der Beobachtungen von: Heer, Vogt, Perty, Ehrenberg, Am Stein, Lutz, Haller, Brun, Weber, Favre, Killias, Fatio, Fischer, Calloni, Moniez, Heuscher, Imhof über diese Fauna der Schweizer-Alpen und von Dalla Torre und Blanchard anderer Gebiete. Die folgenden Seiten enthalten die Besprechung der Vorkommnisse der verschiedenen Tiergruppen, gefolgt von einer Tabelle (I): Verzeichnis der von früheren Autoren in der subnivalen und nivalen Region (über 2300 m) gefundenen Alpenseebewohner. Ich gebe dieses Verzeichnis der Species in systematischer Uebersicht wieder.

Tabelle I.

<i>Protozoa.</i>	<i>Sarcodina.</i>	<i>Rhizopoda.</i>	
		<i>Testacea:</i>	<i>Diffugia proteus</i> Prt., <i>acuminata</i> Ehb., <i>pyriformis</i> Prt., <i>Cyphoderia ampulla</i> Ehb.
	<i>Mastigophora.</i>	<i>Flagellata:</i>	<i>Dinobryon sertularia alpinum</i> Imh., <i>Anisonema grande</i> Ehb.
		<i>Dinoflagellata:</i>	<i>Ceratium hirundinella</i> O. F. Mill.
	<i>Ciliata.</i>	<i>Holotricha:</i>	<i>Colpoda cucullus</i> Ehb.
		<i>Hypotricha:</i>	<i>Coccudina crystallina</i> Prt., <i>Glaucoma scintillans</i> Ehb.

¹⁾ Verhandl. nat. Ges. Basel, Bd. XI, Heft 1, 1895.

<i>Vermes. Plathelminthes.</i>	<i>Turbellaria.</i>	
	<i>Dendrocoela:</i>	<i>Planaria alpina</i> Dn., <i>Polycelis nigra</i> O. F. Mll.
<i>Rotatoria.</i>	<i>Bdelloidea:</i>	<i>Rotifer vulgaris</i> Ehb.
	<i>Ploima:</i>	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehb., <i>Polyarthra platyptera</i> Ehb., <i>Metopidia bractea</i> Ehb., <i>Anuraca longispina</i> Kll.
	<i>Scirtopoda:</i>	<i>Pedalion mirum</i> Hds.
<i>Annelides.</i>	<i>Hirudinea:</i>	<i>Clepsine bioculata</i> Svg.
<i>Arthropoda. Crustacea.</i>	<i>Entomostraca.</i>	
	<i>Cladocera:</i>	<i>Daphnia longispina</i> Ldg., <i>Simocephalus vetulus</i> O. F. Mll., <i>Macrothrix hirsuticornis</i> Nrm., <i>Alona quadrangularis</i> O. F. Mll., <i>lineata</i> Fsch., <i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Mll.
	<i>Copepoda:</i>	<i>Cyclops albidus</i> Irn., <i>strenuus</i> Fisch., <i>Diaptomus castor</i> P. Mll., <i>gracilis</i> Srs., <i>bacillifer</i> Klb., <i>denticornis</i> Wrz., <i>Heterocope robusta</i> Srs., <i>Cyclopsine alpestris</i> Vgt.
	<i>Malacostraca.</i>	
	<i>Amphipoda:</i>	<i>Gammarus pulex</i> D. G.
<i>Arachnoidea.</i>	<i>Acarina.</i>	
	<i>Hydrachnidae:</i>	<i>Limnesia histrionica</i> Herm., <i>Hygrobatas longipalpis</i> Brz.
<i>Hexapoda.</i>	<i>Coleoptera:</i>	<i>Helochares lividus</i> Frst., <i>Deronectes griseostriatus</i> D. G., <i>Hydroporus memnonius</i> Ncl., <i>palustris</i> L., <i>nivalis</i> Hr., <i>septentrionalis</i> Hr., <i>alticola</i> Shr., <i>Agabus congener</i> Pk., <i>Sturmi</i> Gll., <i>bipustulatus</i> L., <i>guttatus</i> Pk., <i>subtilis</i> Er., <i>bipunctatus</i> F., <i>Helephorus rugosus</i> Olv., <i>alpinus</i> Hr., <i>aeneipennis</i> Thms., <i>glacialis</i> Vll.
<i>Mollusca.</i>	<i>Lamellibranchiata:</i>	<i>Pisidium Foreli</i> Clls.
	<i>Gasteropoda:</i>	<i>Limnaea truncatula</i> Ag.
<i>Vertebrata. Pisces:</i>		<i>Cottus gobio</i> L., <i>Salmo lacustris</i> L., <i>Tinca vulgaris</i> Cv., <i>Phoxinus phoxinus</i> Ag.
<i>Amphibia:</i>		<i>Rana temporaria</i> L., <i>Triton alpestris</i> Lr.

Dieses systematische Verzeichnis enthält 40 Species und 1 Varietät. Zschokke fand von diesen Formen 26 in den Wasserbecken des Rhätikongebirges. Er zieht aus diesem Gesamtergebnis folgende Schlüsse:

Die Liste bedarf noch sehr der Ergänzung.

Allgemein gültiger faunistischer Erwerb: die niedere Tierwelt mit zahlreichen Vertretern ergreift Besitz von den stehenden Gewässern der subnivalen und nivalen Alpenregionen und zwar zahlreiche Protozoen, Rotatorien, Entomostraken und Insekten, nur in bescheidenem Maße Anneliden und Mollusken.

Die große Mehrzahl der subnivalen und nivalen Wasserbewohner findet sich gemein und oft in kosmopolitischer Verbreitung in den Gewässern der Ebene wieder.

Daneben stellen sich aber auch rein alpine Formen ein.

Gewisse Hochalpenarten sind in der Ebene Tiefseetiere.

Seltener Tierformen der Ebene gehen oft hoch ins Gebirge hinan.

Von unten nach oben steigend nimmt die Zahl der Tierarten und der Individuen im Allgemeinen ab.

Höhergelegene Seen sind oft bedeutend tierreicher als tieferliegende je nachdem die äußeren Lebensbedingungen die Entfaltung einer mehr oder weniger bunten Fauna gestatten.

Verschiedene äußere Verhältnisse rufen oft in nahegelegenen Hochalpenseen einer wesentlich verschiedenen Fauna. Zu den Kosmopoliten, die allen Anforderungen gewachsen sind, gesellen sich noch spezielle Tierformen, welche die betreffenden Lokalbedingungen auszuhalten vermögen, während andere Arten ausgeschlossen werden.

So erhält die Fauna jedes Sees einen mehr oder weniger deutlichen lokalen Charakter.

Verschiedene Abschnitte der Hochalpen scheinen faunistisch verschieden reich zu sein.

Auf diesen Abschnitt über die Alpenseen (a, ein b ist nicht zu finden) folgen kurze Charakteristiken über die Fauna von Seen der Pyrenäen nach De Guerne und J. Richard, des Titicacasees in Südamerika nach Agassiz, Garman, Faxon, Moniez, der Seen der Rocky Mountains nach Forbes.

II. Teil. Eigene Untersuchungen.

a. Rhätikon. Ergebnisse über drei neue Seen dieses Gebietes.

- 1) Gafisee, 2313 m ü. M., vermutlich ein Quellsee, wofür auch gewichtige zoologische Thatsachen sprechen. 21 Species.
- 2) See am Viereckerpas, 2316 m ü. M., im August 1893 vollkommen ausgetrocknet. 1 Species.
- 3) Totalpsee, 2340 m ü. M., in grobem Trümmerwerk von Kalkblöcken in vollkommen vegetationsloser Umgebung. 6 Species.

b. Gebiet des großen Sankt Bernhard. Südliche Westecke der Schweiz.

Aus diesem Alpengebiet waren bisher nur 11 Coleopteren, 1 Turbellarie und 3 Pisces bekannt, von den letzteren sind 2 eingesetzt worden. Zschokke gibt in der Tabelle III, faunistische Tabellen für die einzelnen Seen des großen Sankt Bernhard, in der folgenden Tabelle IV das Gesamtverzeichnis der in den Seen (2420—2820 m ü. M.) des großen St. Bernhard festgestellten Tiere. Ergebnis einer einmaligen Exkursion im August 1894.

Ich gebe eine systematische Uebersichtstabelle der gefundenen Species.

Tabelle II. Siehe S. 510/511.

S. 83—93, Charakteristik der Seengruppen dieses Gebietes.

S. 93—104 enthalten allgemeine Betrachtungen, speziell über die Fauna der Seen des großen St. Bernhard, weiter Vergleiche mit derjenigen der Rhätikon-, graue Hörner- und Bernina-Seen, Vergleiche in Bezug auf die Zusammensetzung, auf mögliche Abhängigkeit von der Höhe über Meer und von den Temperaturverhältnissen.

Dieser Abschnitt gibt vergleichende Zusammenstellungen:

Sankt Bernhardseen: Höhenlage zu Zahl der Tierarten (S. 97).

Höchste Fundorte : Rhätikon zu großer Sankt Bernhard und Bernina (S. 98—99).

Sankt Bernhardseen: Temperatur des Wassers zu Zahl der Tierarten (S. 101).

Es sind aus diesen Betrachtungen folgende Schlüsse besonders hervorzuheben.

Großer Sankt Bernhard. Der Grundstock der ganzen Fauna besteht aus weitverbreiteten, die Gewässer der Ebene fast überall bevölkernden Tieren.

Der große Reichtum an allgemein verbreiteten niederen Tieren findet vielleicht eine teilweise Erklärung durch den Umstand, dass dieser bekannte Passübergang nach Italien eine stark beflogene Zugstraße für Vögel darstellt; der See beim Hospiz bleibt durchschnittlich lange genug offen (20. Okt.) um die Möglichkeit der Bevölkernung durch Transport von resistenten Tieren, oder von ihren Dauerstadien im Gefieder wandernder Vögel nicht auszuschließen.

Dazu kommt als zweites faunistisches Element eine geringe Anzahl seltener, nur sporadisch vorkommender Formen der Ebene, die sich ebenso sporadisch in die Hochalpen hinaufwagen.

Eine dritte Gruppe besteht aus reinen Gebirgselementen, die zum guten Teil einen nordischen Anstrich haben: *Planaria alpina* Dn., *Diaptomus bacillifer* Klb., wahrscheinlich die beiden neuen Daphnien, *D. helvetica* Stgl. und *Zschokkei* Stgl. und vielleicht *Pisidium ovatum* Clav. Hieher zählen auch die meisten Käfer: *Agabus congener* Pk., *guttatus* Pk., *Solieri* Ab., *Hydroporus septentrionalis* Hr., *griseostriatus* D. G., *nivalis* Hr., *Helephorus alpinus* Hr., *glacialis* Vl. Endlich findet die Hydrachnide *Pachygaster tau-insignitus* Lbr. in den Seen des St. Bernhard die ihr zusagenden Bedingungen ihrer eigentlichen Heimat, der tiefen Schichten subalpiner Seen, wieder.

Negativ ausgezeichnet ist das von uns durchsuchte Gebiet durch seine Molluskenarmut, die es dem Kalkmangel und der Höhe verdankt.

Es fehlen der Fauna aber auch gewisse Gestalten, die an anderen Stellen in ähnlicher Höhe eine gewisse Rolle spielen und weite Verbreitung genießen: *Anuraea longispina* Kll., *Polyarthra platyptera* Ehb. u. *Diaptomus denticornis* Wrz.

Für die Fauna der höchsten Wasserbecken im St. Bernhardgebiet haben wir vorläufig festgestellt:

- 1) Mäßiger Artenreichtum.
- 2) Sehr starke Vertretung der Süßwasserkosmopoliten.
- 3) Hinaufsteigen der Tierwelt in sehr hochgelegene Wasserbecken, die den Lebensanforderungen von Organismen kaum noch zu entsprechen vermögen.

Die Vergleichung der vertikalen Verteilung in den besprochenen Gebieten führt Zschokke zu dem Schluss: An allen Orten dieselbe Grundmasse der Tierwelt, an den einen aber höher gerückt, an den anderen tiefer gestellt. Und: So kommt man zu dem Eindruck, dass in mächtig entwickelten, hohen und breiten Massiven der Alpen die Bedingungen für tierisches Leben und tierische Entwicklung höher hinauf günstig seien, als in kleineren Nebenketten. Es findet dieses zoologische Verhältnis bekanntlich eine botanische Parallele.

Bedingend für die Gestaltung und Zusammensetzung der Lebewelt eines Wasserbeckens ist nicht in erster Linie seine Höhenlage, sondern ein Komplex zahlreicher, oft schwer festzustellender äußerer Verhältnisse. Es wirkt dabei bestimmend mit die Wassertemperatur, doch sprechen auch ein gewichtiges Wort: Tiefe des Sees und Ausdehnung des Wasserspiegels, Gestaltung von Ufer und Untergrund und ganz besonders Bewachsung von Gestade und Durchwachsung des Sees mit Algen.

Offene, sonnige Lage, hohe Temperatur, gute Beschaffenheit von Ufern und Untergrund, Flächen- und Tiefenausdehnung, sind nach Zschokke's Ergebnissen die günstigen äußeren Bedingungen.

Beim Hinaufsteigen ins Gebirge werden die Lebensbedingungen für Wasserbewohner im allgemeinen immer ungünstiger. Im speziellen Falle bietet oft ein höher gelegener See noch eine bessere Heimat für Tiere, als ein tieferliegender. So tritt denn auch die Verarmung der Fauna nur zögernd und von Lage zu Lage schwankend ein. Erst in höheren Lagen, wo die ungünstigen Verhältnisse regelmäßiger und zahlreicher auftreten, manifestiert sich die progressive Abnahme der Tierwelt nach oben deutlicher.

Höhe und Mächtigkeit eines Gebirges und obere Grenze des Wasserlebens stehen zu einander in direkter Beziehung.

Für das St. Bernhardmassiv lassen sich in dieser Richtung folgende Zahlen feststellen:

2400—2500 m	in 5 Seen	44 Species.	21 Species auf diese Zone beschränkt
2500—2600 m	" 4 "	23 "	5 " " " " "
2600—2700 m	" 6 "	26 "	3 " " " " "
2820 m	" 1 "	1 "	" " " " "

Mit anderen Worten, je weiter wir nach oben steigen, desto seltener treten neue faunistische Elemente auf.

12 Tiere gehen durch alle Zonen: 2400—2800 m.

Ueber 2600 m fehlen ganz : Ostracoden und Mollusken.

Charakteristisch für die drei Zonen ist je eine Art des Genus *Daphnia*.

2400—2500 m *Daphnia helvetica* Stgl.

2500—2600 m " *pennata* O. F. Mil.

2600—2700 m " *Zschokkei* Stgl.

Das limnetische Leben setzt sich in den Seen des Bernhardgebiets zusammen aus: *Diaptomus bacillifer* Klb.

Cyclops strenuus Fsch., dazu die verschiedenen *Daphnia*-Arten. an einer Stelle *Pedalion mirum* Hds. Endlich enthielten die pelagischen Fänge die mehr littoralen: *Alona affinis* Ldg.

Pleuroxus excisus Fsch.

Chydorus sphaericus O. F. Mil.

Cyclops serrulatus Fsch.

Euchlanis dilatata Ehb.

Zweitletzter Abschnitt: Allgemeine Schlüsse über Charakter und Verteilung der Fauna in Wasserbecken über 2300 Meter.

Die Tierwelt steigt in relativ zahlreichen limnetischen und littoralen Arten und Individuen in hochgelegene Seen, ja bis in Wasserbecken, die in der Region ununterbrochenen Winters liegen.

An der Bevölkerung höchstgelegener Gebirgsseen nehmen teil Vertreter der meisten Tiergruppen des Süßwassers. Es fehlen indessen, wenigstens der

europäischen subnivalen und nivalen Region, Heliozoen, Spongillen, Hydren, Bryozoen, Bosminen, Isopoden, Decapoden, schwach vertreten ist der Stamm der Mollusken.

Die Fauna der höchsten Seen rekrutirt sich:

- a. Hauptmasse, kosmopolitische, resistente Tierformen der Ebene: Protozoen, Rotatorien, Nematoden, Entomostraken, Tardigraden.
- b. Da und dort seltene Formen des Flachlandes.
- c. Reine Gebirgs- und Alpenarten, von oftmals nordischem Charakter.

Vermes. Plathelminthes. Turbellaria.

Dendrocoela: Planaria alpina Dn.

Arthropoda. Crustacea. Entomostraca.

Cladocera: Daphnia helvetica Stgl., *D. Zschokkei* Stgl., *Macrothrix hirsuticornis* Nrm.

Copepoda: Diaptomus bacillifer Klb., *D. denticornis* Wrz., *Canthocamptus rhaeticus* Schml., *Cyclopsine alpestris* Vgt.

Arachnoidea. Acarina.

Hydrachnida: Feltria minuta Knk.

Hexapoda. Coleoptera: Deronectes griseostriatus D. G., *Hydroporus nivalis* Hr., *H. septentrionalis* Hr., *H. alticola* Shrp., *Agabus congener* Pk., *A. bipustulatus* L., *A. guttatus* Pk., *A. bipunctatus* F., *Helephorus alpinus* Hr., *H. glacialis* VII.

Mollusca. Lamellibranchiata: Pisidium ovatum Cless.

- d. Tiefseebewohner der subalpinen Seen, die im Hochalpensee am Ufer die ihnen passenden Existenzbedingungen finden.

Saenuris velutina

Pachygaster tau-insignitus Lbr. 1800—2200 Meter.

Pisidium Foreli Cless.

Für die Verteilung der Fauna innerhalb ein und desselben Gebietes ist nicht direkt die Höhenlage, sondern ein Komplex von Ort zu Ort wechselnder äußerer Bedingungen bestimmend. Höher gelegene Seen können so unter günstigen Umständen reicher bevölkert sein, als tiefer liegende.

Der letzte Abschnitt weist auf Analogien mit der Verbreitung der nivalen Flora hin. Bezüglich der Wasserflora: Bewachung der Ufer und Durchwachsung eines Sees entscheiden zum guten Teil auch über seinen Tierreichtum.

Nach Heer stammt gegen die Hälfte der nivalen Alpenpflanzen aus der arktischen Zone.

Ueber die ursprüngliche Heimat der niederen alpinen Wassertierwelt sind wir einstweilen einem abschließenden Urteil noch fern.

Eine gewaltige Majorität von Kosmopoliten, die dem Norden wie dem Süden angehören, daneben einige Gebirgsformen, von denen einzelne nach Norden hinweisen: das sind die Grundelemente der Alpenseefauna.

Rütimeyer schrieb im Jahre 1864:

Die unzweideutigste Auskunft über einen früheren Zusammenhang der Tierwelt der Alpen und des Nordens würden aber jedenfalls die auf sehr kleine und abgeschlossene Bezirke beschränkten Bewohner der Alpenseen geben wie die kleinen Krebse und Wasserschnecken. Doch ist man noch weit entfernt, diese kleinen Tiere an dem einen oder dem anderen Orte genau zu kennen.

Zschokke schreibt: Seither haben sich unsere Kenntnisse über Zusammensetzung der alpinen Wasserfauna vermehrt, doch hat diese Tierwelt auf die Frage nach ihrem Ursprung ausweichend geantwortet.

S. 110—119 enthalten die Tabelle V: Verzeichnis der bis jetzt bekannten tierischen Bewohner subnivaler und nivaler Wasserbecken der Alpen mit Angabe des bisher bekannten höchsten Fundortes jeder Species.

Ich stelle diese: Alpin-nordischen, Gebirgs- und Tiefsee-Species in einer systematischen Uebersicht zusammen (Tabelle III).

Tabelle III.

<i>Protozoa. Sarcodina.</i>	<i>Rhizopoda.</i>	<i>Diffugia acuminata</i> Ehb., <i>constricta</i> Ehb., <i>pyriformis</i> Prt., <i>spiralis</i> Ld., <i>proteus</i> Prt., <i>Centropyxis aculeata</i> Ehb., <i>ecornis</i> Ehb., <i>Cyphoderia ampulla</i> Ehb.
	<i>Testacea:</i>	<i>Dinobryon sertularia</i> Ehb., <i>Anisonema grande</i> Ehb.
<i>Mastigophora.</i>	<i>Flagellata:</i>	<i>Dinoflagellata:</i> <i>Ceratium hirundinella</i> O. F. Mil.
	<i>Ciliata.</i>	<i>Holotricha:</i> <i>Colpoda cucullus</i> Ehb.
		<i>Hypotricha:</i> <i>Coccudina crystallina</i> Prt., <i>Glaucoma scintillans</i> Ehb.
		<i>Peritricha:</i> <i>Opercularia nutans</i> Ehb.
<i>Vermes. Plathelminthes.</i>	<i>Turbellaria.</i>	<i>Gyrator hermaphroditus</i> Ehb.
	<i>Rhabdocoela:</i>	<i>Planaria alpina</i> Dn., <i>Polycelis nigra</i> O. F. Mil.
	<i>Dendrocoela:</i>	
<i>Nemathelminthes.</i>	<i>Nematoda:</i>	<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dj., <i>polyblastus</i> Bst., <i>Tripyla intermedia</i> Btsch., <i>Trilobus pellucidus</i> Bst., <i>gracilis</i> Btsch., <i>Monhystera crassa</i> Btsch.
<i>Rotatoria.</i>	<i>Bdelloidea:</i>	<i>Philodina erythrophthalma</i> Ehb., <i>Rotifer citrinus</i> Ehb., <i>vulgaris</i> Ehb., <i>Callidina elegans</i> Ehb.
	<i>Ploima:</i>	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehb., <i>Polyarthra platyptera</i> Ehb., <i>Copeus caudatus</i> Cll., <i>Euchlanis dilatata</i> Ehb., <i>Furcularia gibba</i> Ehb., <i>micropus</i> Gss., <i>Metopidia bractea</i> Ehb., <i>Notholca longispina</i> Kll.
		<i>Pedalion mirum</i> Hds.
<i>Annelides.</i>	<i>Scirtopoda:</i>	<i>Phreoryctes filiformis</i> Vjd., <i>Saenuris variegata</i> Hff., <i>Lumbriculus variegatus</i> O. F. Mil.
	<i>Chaetopoda:</i>	
<i>Arthropoda. Crustacea.</i>	<i>Hirudinea:</i>	<i>Clepsine bioculata</i> Svg.
	<i>Entomostraca.</i>	<i>Daphnia longispina</i> Ldg., <i>pennata</i> O. F. Mil., <i>helvetica</i> Stg., <i>Zschokkei</i> Stg., <i>Simocephalus vetulus</i> O. F. Mil., <i>Macrothrix hirsuticornis</i> Nrm., <i>Acroperus leucocephalus</i> Keh., <i>Alona quadrangularis</i> O. F. Mil., <i>lineata</i> Fsch., <i>affinis</i> Ldg., <i>Alonella excisa</i> Fsch., <i>Chydorus sphaericus</i> O. F. Mil.
	<i>Cladocera:</i>	

<i>Ostracoda</i> :	<i>Cypria ophthalmica</i> Irn., <i>Cyclocypris laevis</i> O. F. Mll., <i>Cypridopsis smaragdina</i> Vvr., <i>Candona candida</i> O. F. Mll.
<i>Copepoda</i> :	<i>Cyclops albidus</i> Irn., <i>strenuus</i> Fsch., <i>serrulatus</i> Fsch., <i>imbriatus</i> Fsch., <i>vernalis</i> Fsch., <i>Canthocamptus rhaeticus</i> Schml., <i>Diaptomus bacillifer</i> Kll., <i>denticornis</i> Wrz., <i>Heterocope robusta</i> Srs.
<i>Malacostraca</i> .	
<i>Amphipoda</i> :	<i>Gammarus pulex</i> D. Gr., <i>Niphargus tatrensis</i> Wrz.
<i>Arachnoidea. Acarina.</i>	
<i>Hydrachnida</i> :	<i>Eylais extendens</i> Ltr., <i>Limnesia histriónica</i> Hrm., <i>Hygrobates longipalpis</i> Hrm., <i>Pachygaster tau-insignatus</i> Lbt., <i>Feltia minuta</i> Knk.
<i>Tardigrada</i> :	<i>Macrobiotus macronyx</i> Dj.
<i>Hexapoda. Orthoptera</i> :	<i>Drusus nigrescens</i> Mr.
<i>Pseudoneuroptera</i> :	<i>Nemura variegata</i> Oly.
<i>Neuroptera</i> :	<i>Sialis lutaria</i> L., <i>Acrophylax cerberus</i> Br.
<i>Coleoptera</i> :	<i>Holochares lividus</i> Frst., <i>Deronectes griseostriatus</i> D. G., <i>Hydroporus memnonius</i> Nel., <i>palustris</i> L., <i>ovatus</i> Rdt., <i>nivalis</i> Hr., <i>septentrionalis</i> Hr., <i>alticola</i> Shr., <i>Agabus congener</i> Pk., <i>Sturmi</i> Gll., <i>bipustulatus</i> L., <i>guttatus</i> Pk., <i>subtilis</i> Er., <i>bipunctatus</i> F., <i>Helephorus rugosus</i> Oly., <i>alpinus</i> Hr., <i>aeneipennis</i> Thm., <i>glacialis</i> Vll.
<i>Mollusca. Lamellibranchiata</i> :	<i>Psidium fossarinum</i> Clss., <i>ovatum</i> Clss., <i>Foreli</i> Clss.
<i>Gasteropoda</i> :	<i>Limnaea truncatula</i> Mll.
<i>Vertebrata. Pisces</i> :	<i>Cottus gobio</i> L., <i>Salmo lacustris</i> L., <i>Tinca vulgaris</i> Cv., <i>Phoxinus laevis</i> Ag.

Die Tabelle VI (S. 120—122) gibt die Uebersicht der in der Abhandlung genannten Wasserbecken nach der Höhenlage geordnet, von 1460—3800 m ü. M.:

Rheingebiet . . . 19	Seen von 1874—2500 m ü. M.	} Alpen 65 Wasserbecken.
Rhonegebiet . . . 20	" " 1460—2820 m ü. M.	
Pogebiet . . . 7	" " 2231—2500 m ü. M.	
Etschgebiet . . . 2	" " 2392 u. 2600 m ü. M.	
Donaugebiet . . . 17	" " 2310—2780 m ü. M.	
Pyrenäen . . . 2	" " 2215—2238 m ü. M.	
Titicacaseegebiet 1	" " 3800 m ü. M.	Süd - Amerika.
Columbiagebiet:		
Snakeriver . . . 3	" " 2354—2500 m ü. M.	} Nord - Amerika.
Mississippigebiet. Missouri.		
Madison . . . 1	" " 2500 m ü. M.	
Yellowstone . . . 3	" " 2360 m ü. M.	

S. 124—127. Diagnosen (mit Taf. I) der zwei neuen *Daphnia*-Arten:

Daphnia Zschokkei Stgl. und *D. helvetica* Stgl.

Den Schluss bildet ein Litteraturverzeichnis (1—67 p. 129—133).

Ich schließe dieses Referat mit einer vergleichenden numerischen Zusammenstellung der aus den früheren Beobachtungen und aus den neuen Untersuchungen des Autors hervorgegangenen Species-Verzeichnisse.

			Frühere Beobach- tungen.	Gegen- wärtiges Verz.	(Neue Funde.)
Protozoa.	<i>Sarcodina.</i>	<i>Rhizopoda.</i>			
		<i>Testacea</i>	4	8	4
	<i>Mastigophora.</i>	<i>Flagellata</i>	1	1 Var. 2	1
		<i>Dinoflagellata</i>	1	1	—
	<i>Ciliata.</i>	<i>Holotricha</i>	1	1	—
		<i>Hypotricha</i>	2	2	—
		<i>Peritricha</i>	—	1	1
Vermes.	<i>Plathelminthes.</i>	<i>Turbellaria.</i>			
		<i>Rhabdocoela</i>	—	1	1
		<i>Dendrocoela</i>	2	2	—
	<i>Nemathelminthes.</i>	<i>Nematoda</i>	—	6	6
	<i>Rotatoria.</i>	<i>Bdelloidea</i>	1	4	3
		<i>Platima</i> :	4	8	4
		<i>Scirtopoda</i>	1	1	—
	<i>Annelides.</i>	<i>Chaetopoda</i>	—	3	3
		<i>Hirudinea</i>	1	1	—
Arthropoda.	<i>Crustacea.</i>	<i>Entomostraca.</i>			
		<i>Cladocera</i>	6	12	6
		<i>Ostracoda</i>	—	4	4
		<i>Copepoda</i>	8	9	1
		<i>Malacostraca.</i>			
	<i>Arachnoidea.</i>	<i>Amphipoda</i>	1	2	1
		<i>Acarina.</i>			
		<i>Hydrachnidae</i>	2	5	3
	<i>Hexapoda.</i>	<i>Tardigrada</i>	—	1	1
		<i>Orthoptera</i>	—	1	1
		<i>Pseudoneuroptera</i>	—	1	1
		<i>Neuroptera</i>	—	2	2
		<i>Coleoptera</i>	17	18	1
Mollusca.	<i>Lamellibranchiata</i>		1	3	2
		<i>Gasteropoda</i>	1	1	—
Vertebrata.	<i>Pisces</i>		4	4	—
	<i>Amphibia</i>		2	2	—
			60	106	46

Aus dieser Uebersicht gibt sich: ein Zuwachs der vertretenen Gruppen, eine Erhöhung der Specieszahl auf 106, besondere Bereicherung der Cladoceren und Rotatorien, von den neuen Abtheilungen der Nematoden durch 6 und der Ostracoden durch 4 Species zu erkennen.

Möge bald noch mehr Material zur Förderung der sehr interessanten Fragen über das Tierleben der hochalpinen Seen und auch zur Reifung speziell der Frage über seine ursprüngliche Herkunft folgen.

Ueber die Fröhjahrs-Vegetation limnetischer Bacillariaceen im Gr. Plöner See.

Von Dr. Otto Zacharias in Plön.

Bei den regelmäßigen Beobachtungen, welche in der hiesigen Biologischen Station bezüglich der periodisch-wechselnden Zusammensetzung des Süßwasserplanktons angestellt werden, trat alsbald zu Tage, dass die Bacillariaceen zu manchen Zeiten einen Hauptbestandteil der schwebenden Organismenwelt bilden, welche in unseren Seen und Teichen heimisch ist. Eben darum ist es aber auch von Interesse, näher zu untersuchen, welche Species sich vornehmlich an dieser Mikrovegetation beteiligen und wie es mit der Mengenzunahme dieser winzigen Pflanzenwesen in der Periode ihrer üppigsten Vermehrung sich verhält. Angaben über letzteren Punkt fehlen uns vollständig, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil noch niemals bisher die Möglichkeit zur Vornahme von kontinuierlichen Beobachtungen betreffs solcher Vorgänge gegeben war. Erst durch Errichtung einer fixierten Arbeitsstätte in der unmittelbaren Nähe eines größeren Binnensees sind derartige Forschungen ausführbar geworden.

Aus meinen früheren Berichterstattungen [für 1894]¹⁾ geht hervor, dass im Gr. Plöner See auch während der Wintermonate eine einförmige Bacillariaceenvegetation zu finden ist, nämlich eine solche von *Melosira distans*, var. *laxissima*, deren starre, gelbliche Fäden zeitweise in ungeheurer Menge das Wasser durchsetzen.

Zu Beginn des Monats Februar gesellen sich aber auch andere Arten dazu, die im Laufe des April und Mai außerordentlich an Individuenzahl zunehmen, während *Melosira* mehr und mehr zurückgeht, bis sie schließlich nur noch in vereinzelt Fäden im Plankton zu finden ist. Solche Fröhjahrsbacillariaceen sind namentlich *Diatoma tenue*, var. *elongatum* und *Synedra delicatissima* für den Gr. Plöner See. *Asterionella gracillima* und *Fragilaria crotonensis* treten zwar ebenfalls, wie die nachstehende Tabelle zeigt, zu Anfang des Februar zahlreich auf, aber sie sind in ihrem Vorkommen nicht auf das Fröhjahr beschränkt, sondern bleiben bis in den September hinein Bestandteile des Planktons.

Ich habe in diesem Jahre (1895) fortgesetzt alle 10 Tage quantitative Fänge (nach der Hensen'schen Methode) im hiesigen See ausgeführt und durchgezählt²⁾. Hierdurch gelang es, die Menge der Bacillariaceen in den verschiedenen Monaten zu bestimmen und einen Vergleich zwischen den verschiedenen Arten zu ziehen, was auf andere Weise nicht zu ermöglichen gewesen wäre. Die Beobachtungszeit erstreckt sich auf 4 Monate und ergab folgende Zahlen für die bezüglichen Fangtage.

1) Forschungsberichte aus der biologischen Station zu Plön. 3. Teil 1895. R. Friedländer & Sohn, Berlin.

2) Vergl. Zool. Anzeiger Nr. 464 (1894), Nr. 466, 468, 469, 471, 472 und 476.

In einer Wassersäule von 40 m Höhe und 1 qm Querschnitt waren vorhanden:

		<i>Asterionella.</i>	<i>Fragilaria crotonensis.</i>	<i>Diatoma tenue.</i>	<i>Synedra delicatissima.</i>
1.	Febr.	60838	Vom 1. Februar bis 20. März nur vereinzelt vorkommend.	Vom 1. Februar bis 20. März nur spärlich vorhanden.	Vom 1. Febr. bis 10. März nur in sehr geringer Menge vorfindlich.
10.	"	(im Mittel) 235000			67196
20.	"	47100			
1.	März	160396			
10.	"	1884000	492725	400350	323900
20.	"	4838315			706500
1.	April	6652000			2983000
10.	"	9106000			3238095
20.	"	2590000	2826000	91374000	5652000
1.	Mai	4003000			5102500
10.	"	12167500			
13.	"				

Um obige Zahlen in richtiger Art würdigen zu können, hat man in Betracht zu ziehen, dass bei *Asterionella* nicht die einzelnen Frusteln, sondern die sternförmigen — aus 6—8 Individuen bestehenden — Gruppen, bei *Fragilaria crotonensis* die längeren oder kürzeren Bänder, welche eine große Anzahl von Einzelzellen umfassen und bei *Diatoma tenue* gleichfalls die für diese Species charakteristischen Zickzack-Ketten als Einheiten gerechnet worden sind. Die Angaben für *Synedra delicatissima*, welche im Gegensatz zu den vorgenannten eine einzelne, frei im Wasser schwebende, nadelförmige Zelle darstellt, können daher nicht ohne Weiteres mit den übrigen verglichen werden. Immerhin lässt sich aber auch bei *Synedra* zwischen den 10. und 20. April eine sehr bedeutende Vermehrung konstatieren, obgleich dieselbe sich nicht in den Dimensionen bewegt, wie bei den andern Arten. So sehen wir z. B. aus vorstehender Tabelle, dass der Bestand von *Asterionella* innerhalb eines Zeitraums von nur 13 Tagen (1—13. Mai) nahezu um das Fünffache sich vergrößert hat. Und diese rapide Vervielfältigung wird von *Diatoma tenue* noch übertroffen, insofern diese Bacillariacee binnen 10 Tagen (10.—20. April), also in noch kürzerer Zeit als *Asterionella*, um das Sechsfache an Menge zunahm. Aber die Periode rascher und auffälliger Vermehrung fallen für die verschiedenen Arten nicht zusammen. Bei *Asterionella gracillima* und *Fragilaria crotonensis* lässt sich, wie die Zählungen ergeben, auch ein zeitweiliger Rückgang in den Mengenverhältnissen konstatieren. Für *Asterionella* z. B. in der Zeit vom 20. Febr. bis 1. März und dann wieder zwischen dem 20. April und 1. Mai. Für *Fragilaria* war in der letzten Dekade des April gleichfalls eine nicht unbeträchtliche Abnahme zu verzeichnen.

Alle oben mitgeteilten Ziffern beziehen sich, wie schon angegeben, auf ein Wasservolumen von 40 Kubikmetern. Bei dieser Berechnung ist aber außer Acht gelassen worden, dass — wie sich durch eine speziell darauf gerichtete Ermittlung herausstellte — das Bacillariaceen-Plankton sehr nahe der Seeoberfläche schwebt, so dass unterhalb einer Tiefe von 3 Metern nur noch ein Fünftel der Gesamtmenge zu finden ist. Mithin beziehen sich die obigen Zahlenangaben im Wesentlichen auf nur 3 Kubikmeter Wasser, was eine ganz andere und richtigere Vorstellung von der Dichtigkeit gibt, in der diese mikroskopischen Pflanzenwesen durch den ganzen See verbreitet zu sein pflegen, wenn sie überhaupt massenhaft vorhanden sind.

Es liegt nun nahe, den Versuch zu machen, die Anzahl der Bacillariaceen

für ein einziges Liter Wasser festzustellen, um dadurch einen deutlicheren Begriff von ihrer Menge zu erhalten, als ihn die Riesenzahlen der obigen Tabelle zu liefern im Stande sind. Ich machte zu diesem Zwecke am 13. Mai c. einen Vertikalfang aus knapp 1 m Tiefe. Mein Netz filtrierte hierbei ein Wasservolumen von nur 3 Litern. Dieser kleine Fang wurde sofort konserviert und gezählt, wobei sich für ein Liter Wasser des Gr. Plöner Sees folgender Gehalt an Bacillariaceen ergab:

<i>Diatoma tenue</i>	54500 (Ketten)
<i>Synedra delicatissima</i>	4500 (Individuen)
" <i>longissima</i>	2500 "
" <i>ulna</i>	500 "
<i>Fragilaria orotonensis</i>	1000 (Bänder)
<i>Asterionella gracillima</i>	3500 (Sterne)

Außerdem aber noch:

<i>Uroglena volvox</i>	700 (Kugeln)
<i>Dinobryon stipatum</i>	4000
" <i>divergens</i>	1500
<i>Eudorina elegans</i>	250 (Kugeln).

Eine weiße Blech-Scheibe von 34 cm Durchmesser, welche im Monat November (bei großer Planktonarmut des Wassers) erst bei 9,5 m Tiefe dem Blicken entschwindet, wurde am 13. Mai schon in 3 m Tiefe unsichtbar. Hiermit ist ebenfalls ein Maßstab für die Dichtigkeit gegeben, in der das Wasser an jenem Tage mit Bacillariaceen erfüllt gewesen sein muss. Selbst dem bloßen Auge konnte diese außerordentliche Fülle von mikroskopischen Pflanzenwesen nicht entgehen, da schon in 1 m Tiefe die am Grunde liegenden größeren Steine keine scharfen Konturen mehr zeigten, sondern wie verschleiert aussahen.

Offenbar bekommen wir erst an der Hand derartiger Untersuchungen eine zutreffende Vorstellung von der Lebensfülle, welche unsere Süßwasserseen beherbergen, und werden von dem Vorurteile geheilt, als ob wir ausschließlich nur am Meere interessante biologische Studien zu machen in der Lage seien. Die vorstehenden Mitteilungen beweisen dem gegenüber zur Genüge, dass auch in Betreff unserer heimatlichen Landseen an den alten Ausspruch erinnert werden kann: *Hic Rhodus, hic salta!* —

Ueber die desinfizierende Wirkung der Silberpräparate.

Von Dr. H. Klonka.

Schon 1887 hatte Behring¹⁾ auf den Wert der Silberpräparate als Desinfektionsmittel hingewiesen. Er zeigte, dass die Lösungen einzelner Silbersalze eine baktericide Kraft besaßen, welche unter ge-

1) Behring, Der antiseptische Wert der Silberlösungen und die Behandlung von Milzbrand mit Silberlösungen. Deutsche med. Wochenschrift, 1887, Nr. 37 u. 38.

wissen Umständen nur wenig hinter der des Sublimat zurückstand. Behring hatte zu seinen Desinfektionsversuchen die früher allgemein übliche Methode angewandt, nach welcher Bakterien oder Sporen an Seidenfäden angetrocknet, eine bestimmte Zeit lang der Wirkung des Desinficiens ausgesetzt und dann an den Seidenfäden in einen Nährboden gebracht wurden, in dem sie sich, falls sie noch nicht abgetötet waren, weiter entwickeln sollten. Nachdem aber von Koch, Spirig und vor allem von Geppert dargethan war, mit wie enormen Fehlerquellen diese Seidenfädenmethode behaftet sei, hatten die von Behring mit dieser Methode erhaltenen Resultate natürlich sehr viel an ihrer Beweiskraft verloren und bedurften dringend einer Nachprüfung.

Es haben sich nun in den letzten Jahren die Silberpräparate, besonders das *Argentum nitricum*, immer mehr als Desinfektionsmittel in der Praxis eingebürgert, und vor allem bei der Behandlung der Gonorrhöe werden von den Praktikern jetzt fast allgemein ihre ausgezeichneten, antibakteriellen Wirkungen anerkannt. Neuerdings sind von Schäffer¹⁾ und Meyer²⁾ zwei Arbeiten erschienen, welche experimentell die Frage nach dem antibakteriellen Wert der Silberpräparate einer Untersuchung unterzogen. Diese beiden Autoren suchten ihre Desinfektionsversuche nach einer Methode anzustellen, welche soweit als möglich frei sein sollte von allen den Einwänden, welche in der letzten Zeit gegen die verschiedenen derartigen Methoden gemacht werden. Von Desinfektionsversuchen, welche brauchbare Resultate liefern sollen, muss man verlangen, dass zunächst die Bakterien in dem Desinfektionsmittel möglichst gleichmäßig verteilt und somit gleichmäßig der Wirkung desselben ausgesetzt sind. Zweitens muss, sobald die Testobjekte der Wirkung des Desinficiens entzogen werden, ein Uebertragen des letzteren möglichst vermieden werden. Ueberhaupt müssen die Organismen zur Prüfung der eventuell erfolgten Desinfektion unter die günstigsten Lebensbedingungen gebracht werden. Schließlich ist bei den Versuchen noch auf das Medium, in welchem die Abtötung erfolgte, zu achten, sowie den Temperaturverhältnissen und der Widerstandsfähigkeit der benützten Objekte Rechnung zu tragen.

Diesen Anforderungen suchten Schäffer und Meyer bei den von ihnen angewandten Methoden gerecht zu werden. In ihrer Versuchs-

1) J. Schäffer, Ueber den Desinfektionswert des Aethylendiaminsilberphosphats und des Aethylendiaminkresols, nebst Bemerkungen über die Anwendung der Centrifuge bei Desinfektionsversuchen. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankh., Bd. XVI, 1894, S. 189.

2) R. Meyer, Untersuchungen über die Wirkung des *Argentum-Caseinas* im Vergleich zu der des *Argentum nitricum* und des Aethylendiaminsilberphosphates. Inaug.-Dissertation, Breslau 1894.

anordnung richteten sie sich im wesentlichen nach den Angaben Geppert's. Sie arbeiteten bei den Desinfektionsversuchen mit Bakterienanschwemmungen, die mit derjenigen Flüssigkeit, in welcher die Abkötung beobachtet werden sollte, angefertigt und hierauf nach den Vorschriften Geppert's durch Glaswolle filtriert wurden. Das Filtrat wurde darauf im Wasserbade bei $37,5^{\circ}\text{C}$ durchgeschüttelt und dann mikroskopisch geprüft, ob die Mikroorganismen nicht mehr in größeren Haufen zusammenlagen. War dies festgestellt, wurden mittels sterilisierter Pipette je 3 ccm der Suspension in sterile Reagenzgläser gebracht und dazu ebenfalls 3 ccm der betreffenden Silberlösung zugesetzt in doppelt so starker Konzentration, als diejenige war, welche geprüft werden sollte. Aus diesen Röhren, welche für gewöhnlich in Zimmertemperatur verblieben, wurden nach bestimmten Zeiten je 3 Platinoesen entnommen und auf Agar bzw. Bouillon übertragen. Die geimpften Gläschen kamen sogleich in den Brütöfen, der auf $37,5^{\circ}\text{C}$ eingestellt war. Nach 2 bis 3 Tagen wurden dieselben auf ein event. Wachstum der geimpften Bakterien geprüft und dann noch einige Tage im Thermostaten belassen. Dann blieben sie stets noch 14 Tage bei Zimmertemperatur stehen, um ein vielleicht noch später eintretendes Wachstum beobachten zu können. Die Beobachtungsdauer betrug also bei beiden Autoren ca. 3 Wochen. — Auf diese Weise war den meisten Einwänden, die der Versuchsanordnung event. gemacht werden konnten, von vornherein entgegengetreten. Da so sorgfältig angefertigte Bakterien suspensionen angewandt wurden, war anzunehmen, dass das Desinfektionsmittel zu allen Bakterien gleichmäßig schnell gelangen, auf alle gleichmäßig stark wirken werde. Nach der Behandlung mit dem Desinficiens wurden die Bakterien meist auf Agar übertragen und in eine Temperatur von $37,5^{\circ}\text{C}$ gebracht, weil es sich erwies, dass sie so die ihnen am meisten zusagenden Lebensbedingungen fanden. In Bouillon und noch mehr auf Gelatine war die Entwicklung weniger günstig. — Um einen Maßstab für die Widerstandsfähigkeit der benutzten Bakterien zu haben, wurden öfters — wenigstens von Schäffer — Kontrollversuche mit andern Desinficientien von bekannter Desinfektionskraft angestellt.

Nur ein Vorwurf kann dieser von Schäffer und Meyer angewandten Methode gemacht werden, nämlich der, dass Spuren des Desinficiens mit den Bakterien auf den Nährboden übertragen werden. — Da es bei den verschiedenen Präparaten, mit denen diese beiden arbeiteten, nicht möglich war, wie es Geppert bei seinen Desinfektionsversuchen mit Sublimat gethan hatte, das Desinficiens im gegebenen Momente dadurch zu entfernen, dass man es auf chemischem Wege zum Ausfällen brachte bzw. in eine unschädliche Verbindung überführte, so mussten Schäffer und Meyer auf eine andere Weise diese plötzliche Beseitigung des Desinficiens zu erreichen suchen. Schäffer

erfand sich hierzu eine Centrifugiermethode, bei welcher die in der Flüssigkeit frei suspendierten Mikroorganismen mit Hilfe einer Centrifuge ausgeschleudert und so der weiteren Einwirkung des Desinficiens entzogen wurden. Da aber die suspendierten Bakterien zu leicht waren und sich daher durch einfaches Centrifugieren der Suspensionen nur eine sehr unvollkommene Trennung derselben von der Flüssigkeit erreichen ließ, so setzte er der Aufschwemmung ein fein verteiltes Pulver — Speckstein — zu, das die Bakterien beim Ausschleudern mit herunterriß. Auf diese Weise war es ihm thatsächlich möglich, die Bakterien aus den ursprünglichen Suspensionen nach zweimaligem Centrifugieren und Wiederaufschwemmen des Bodensatzes mit sterilisiertem Wasser nur mit so minimalen Spuren des Desinficiens auf den Nährboden zu übertragen, dass sich dasselbe in der Bouillon oder dem Agar in einem Verhältnis von 1:1000000—4000000000, je nach der Konzentration des angewandten Desinficiens befand, also völlig unwirksam war. In der That zeigte sich auch die Centrifugiermethode in einigen vergleichenden Versuchen mit Sublimat der chemischen Methode mit Fällung durch Schwefelammon vollständig gleichwertig.

Auf einem andern Wege suchte Meyer diese Schwierigkeit zu umgehen. Vorher sterilisierte kleine Filtrierpapierstückchen wurden in die mit dem Desinficiens versehene Bakterienaufschwemmung gebracht, und nachdem sie sich daselbst vollgesogen hatten, herausgenommen, mit sterilisiertem Wasser energisch abgespült und auf Agar übertragen. Vorher war durch Kontrolversuche festgestellt, dass an derartig behandelten „Filtrierstückchen trotz sehr langen Abspülens immer noch eine genügende (?) Menge Bakterien haften blieb und 2) dass nach erfolgter Abspülung von dem Desinficiens an dem Papierstückchen chemisch nichts mehr nachzuweisen war“. Auf diese Weise glaubte Meyer im stande zu sein, aus den mit dem Desinficiens versetzten Bakteriensuspensionen die Bakterien allein ohne das Antisepticum auf den Nährboden übertragen zu können.

Jedoch wurde sowohl von Schäffer die Centrifugiermethode, wie von Meyer die Methode mit den Filtrierpapierstückchen nur zu einigen wenigen Versuchen benützt, da es sich in Kontrolversuchen zeigte, dass bei Beseitigung der Silbersalze durch eine dieser Methoden die Resultate durchaus nicht andere wurden, wie ohne Beseitigung, die Mengen des Desinficiens in den Konzentrationen, mit denen sie arbeiteten, also an sich schon derartig geringe waren, dass sie keine Wirkung entfalten konnten.

Behring hatte s. Z. von Silberpräparaten das Pentamethylen-diaminsilberoxyd und Argentum nitricum auf ihre desinfizierende Kraft geprüft. Das erstere ist, da es nicht zu erlangen war, weder von Schäffer, noch von Meyer nachuntersucht worden, jedoch soll, wie Schäffer angibt, eine technische Darstellung des Mittels überhaupt

unmöglich und seine praktische Verwendung so gut wie ausgeschlossen sein. Schäffer stellte seine Versuche mit *Argentum nitricum* und einem neuen Präparate, dem Aethylendiaminsilberphosphat, oder kurz genannt: Argentamin, an. Meyer arbeitete auch mit diesen beiden und außerdem noch mit *Argentum-Casein*, das aus einem Gemisch von *Caseinnatrium* und *Argentum nitricum* hergestellt und als „Argonin“ in den Handel gebracht wird.

Behring hatte die von ihm untersuchten Silbersalze in einer Konzentration von 1:2000 zu seinen Desinfektionsversuchen benützt. Schäffer wandte mit Ausnahme der Versuche mit Milzbrandbacillen, auf welche er $\frac{1}{4}$ prozentige Lösungen wirken ließ, fast durchweg eine Konzentration von 1:4000 an, wie sie auch in der Praxis zur Behandlung der Gonorrhöe gebraucht wird. Meyer arbeitete, ebenfalls mit Ausnahme der Milzbrandversuche, auch mit Lösungen 1:4000, benützte aber von *Argentum nitricum* und *Argentumcasein* auch höhere Konzentrationen, 1:1000 und 1:750.

Von den verschiedenen Bakterienarten wurden untersucht von Behring nur Milzbrandbacillen, von Meyer und Schäffer außerdem noch *Bacillus prodigiosus*, *Bacterium coli commune*, *Bacillus pyocyaneus*, *Staphylococcus pyogenes aureus*, *Micrococcus tetragenus* und Cholera-spirillen, außerdem von Schäffer noch Diphtheriebacillen, Typhus-bacillen, *Diplococcus urethrae* und schließlich Gonokokken.

Zunächst wurde von Schäffer und Meyer in einer Reihe von Versuchen festgestellt, dass alle drei Silberpräparate schon in schwächsten Konzentrationen eine intensive, entwicklungshemmende Wirkung auf alle möglichen Bakterien ausübten.

Die abtötende Wirkung der Silbersalze wurde nach der oben geschilderten Methode zum Teil in sterilisiertem Wasser, z. T. aber auch in eiweißhaltigen Flüssigkeiten, in Hydrocelenflüssigkeit und in Blutserum geprüft. Es zeigte sich, dass in wässrigen Lösungen bei gleichen Konzentrationen von den 3 angewandten Präparaten Argentamin am intensivsten, *Argentum-Casein* am schwächsten abtötet. Jedoch wurde die desinfizierende Wirkung dieser Silbersalze in den eiweißhaltigen Flüssigkeiten in sehr verschiedenem Grade verringert, so dass bei gleichen Konzentrationen die baktericide Kraft des *Argentum-Casein* der des Argentamin nahe kommt. Ebenso steigt dieselbe mit höherer Konzentration in wässriger Lösung beim *Argentum nitricum*, in eiweißhaltigen Lösungen aber beim *Argentum-Casein* schneller. Für die therapeutische Anwendung kommt jedoch noch der Umstand in Betracht, dass *Argentum-Casein* lokal weit weniger reizt, als die beiden andern Salze, so dass bei der lokalen Applikation in der Reizwirkung z. B. eine Lösung von Argentamin 1:4000 etwa gleichsteht einer Lösung von *Argentum-Casein* 1:750. Vergleich jedoch Meyer diese beiden Lösungen in ihrer baktericiden Wirkung mit einander, so zeigte

sich, dass dieselben in wässrigen Lösungen bei beiden Mitteln gleich ist, in eiweißhaltigen Flüssigkeiten aber die Desinfektionskraft des Argentum-Casein die des Argentamin wesentlich übertrifft. — Außerdem wurde von Behring und Meyer die Beobachtung gemacht, dass durch Ammoniak-Zusatz zu Pentamethyldiaminsilberoxyd bzw. zu Argentum-Casein die desinfizierende Wirkung dieser Salze vermehrt wurde und mit steigendem Ammoniakgehalt sehr schnell in die Höhe ging, während Ammoniakzusatz zu einer Argentum-nitricum-Lösung die baktericide Wirkung derselben nicht erhöhte.

Was die Desinfektionskraft der Silbersalze im Vergleich zu andern Desinficienten anbelangt, so hatte schon Behring darauf hingewiesen, dass dieselbe eine sehr große sei und — besonders in Blutserum und diesem ähnlichen Flüssigkeiten — sehr nahe an die des Sublimat heranreiche. Schäffer kam zu demselben Resultat, ja in einigen Versuchen zeigte sich sogar die abtötende Wirkung des Argentamin der des Sublimat, ebenfalls 1:4000, überlegen. — Ein besonderes Interesse beanspruchen in dieser Beziehung die Versuche Schäffer's, in denen er die Wirksamkeit verschiedener, bei der Gonorrhöe-Therapie gebräuchlicher Desinficienten auf Gonokokken prüfte. Diese Prüfung fand in verdünntem, menschlichen Blutserum statt, da sich die äußerst empfindlichen Gonokokken schon durch einen Aufenthalt in sterilem Wasser bei ca. 37,5° C erheblich geschädigt zeigten. Von den angewandten Desinficienten wirkte am kräftigsten das Argentamin; dasselbe tötete — 1:4000 — die Mikroorganismen bereits nach 7½ Minuten ab, alsdann kam das Argentum nitricum — auch 1:4000 —, welches nach 10 Minuten abgetötet hatte, ferner Sublimat (1:10000) und Ammonium sulfo-ichthyolicum (2%) in 15 Minuten. In 1prozentiger Lösung war es ebenso, wie Alumnol (1%) und Rotter'sche Lösung (1 Pastille auf ¼ Liter) auch nach 25 Minuten noch nicht im stande, eine Abtötung der Keime zu bewirken. Es ist also die abtötende Kraft der Silberlösungen gegenüber Gonokokken die größte; eine Thatsache, welche auch durch die klinischen Erfahrungen der letzten Jahre allgemein bestätigt wird.

Neben dieser hohen Desinfektionskraft, welche den Silbersalzen innewohnt, besitzen dieselben jedoch auch einige Nebenwirkungen, welche sich bei ihrer Anwendung in der Praxis sehr störend bemerkbar machen. Zunächst ist dies ihre reizende Wirkung, welche sie bei der lokalen Applikation auf das Gewebe ausüben. Sie lassen sich daher besonders auf der Urethralschleimhaut nur in sehr niedrigen Konzentrationen anwenden. Am schwächsten ist diese Reizwirkung, wie Meyer gezeigt hat, noch bei Argentum-Casein ausgeprägt, welches man daher in Lösungen von 1:750 auf die Schleimhaut der menschlichen Urethra applizieren kann, ohne übermäßige Schmerzen zu erzeugen.

Ein zweiter Uebelstand bei der Anwendung von Silbersalzen zum Desinfizieren von organischem Gewebe ist der, dass sie mit Kochsalz- und eiweißhaltigen Substanzen unlösliche Verbindungen bilden, welche an der Oberfläche liegen bleiben und auch der nachfolgenden Flüssigkeit den Weg in die Tiefe versperren. Ihre Wirkung ist daher nur eine verhältnismäßig oberflächliche. Schäffer und Meyer haben auch experimentell durch Versuche die Tiefenwirkung der verschiedenen Silberverbindungen direkt am organischen Gewebe nachzuweisen gesucht. Zu diesem Zwecke wurden würfelförmig geschnittene Stücke von frischer Leber in die verschiedenen Lösungen von genau gleichem Silbergehalt gebracht und längere Zeit im Dunkeln gehalten. Hierauf kamen die Leberstücke für einige Sekunden in eine verdünnte Lösung von Schwefelammonium, wobei sie sich durch Bildung von Schwefelsilber schwarz färbten; dann wurden sie in Wasser abgespült und mit dem Gefriermikrotom geschnitten. An den so behandelten Schnitten sah man einen deutlichen, dunkelbraunen, fast schwarzen Saum von ziemlich gleichmäßiger Breite, aus zahlreichen schwarzen Massen von Schwefelsilber bestehend. Auf diese Schicht folgte eine weitere, welche eine diffuse braune Verfärbung erkennen ließ und mehr oder weniger scharf in das normale helle Lebergewebe überging. Diese zweite Schicht war am breitesten bei den mit Argentamin behandelten Schnitten, etwas schwächer bei Argentum nitricum, am schwächsten bei Argentum-Casein. Sie hält nun Schäffer ebenfalls für durch ausgefallenes Schwefelsilber gebildet und schließt daher aus diesem Versuche auf eine größere Tiefenwirkung des Argentamins gegenüber den andern Silbersalzen. Meyer, welchem es nicht möglich war, in dieser Zone schwarze Massen ausgefallenen Schwefelsilbers nachzuweisen, sieht in dieser braunen Verfärbung — außerdem gestützt auf einige in anderer Weise angestellte Versuche — keinen Beweis für ein tieferes Eindringen des Argentamins in das Gewebe. Er glaubt vielmehr, dass maßgebende Differenzen in der Eindringungsfähigkeit der verschiedenen Präparate bei den in Frage kommenden Konzentrationen mit Sicherheit nicht nachweisbar sind. Jedoch muss er andererseits die Erklärung für die dunkle Verfärbung dieser zweiten Schicht schuldig bleiben. Es bleibt daher die sichere Beantwortung dieser Frage vorläufig noch offen.

Schließlich kommt bei diesen Silberpräparaten in Rücksicht auf ihren therapeutischen Wert als Desinficientien noch die Frage ihrer Resorbierbarkeit und ihrer event. Giftigkeit in Betracht. Durch Kramer, Bresgen, Curci, Duguet, Riemer, Jacobi u. a. wissen wir schon längst, dass die Silbersalze ebenso, wie die meisten Salze von Schwermetallen, in den Tierkörper eingeführt, starke Vergiftungserscheinungen hervorrufen. Auch Behring sah seine mit Milzbrand infizierten Kaninchen, denen er zur innerlichen Desinfektion Lösungen von Silbersalzen subkutan injizierte, starke Vergiftungen durchmachen,

ebenfalls diesbezügliche Versuche an Mäusen und Kaninchen machten, erhielten dieselben Resultate. Das Argentum-Casein schien hierbei, wahrscheinlich infolge seiner größeren Resorbierbarkeit, eine noch intensivere Giftwirkung zu entfalten, als Argentum nitricum. Jedenfalls aber ist die resorptive Giftwirkung aller dieser Silberpräparate viel zu gering, als dass sie in den überaus kleinen Dosen, in welchen sie angewandt werden, bei der praktischen Verwendung derselben störend sein könnte.

Breslau, Januar 1895.

Während des Druckes obigen Aufsatzes erschien noch eine zweite Arbeit von Meyer ¹⁾ über denselben Gegenstand. Dieselbe enthält im Wesentlichen die in der ersten Arbeit gefundenen Thatsachen, bringt aber außerdem noch einige Vervollständigungen und Berichtigungen. Nach einer etwas modifizierten Methode ist Meyer jetzt zu dem Resultat gekommen, dass in der Fähigkeit, in tierisches Gewebe oder eiweißhaltige Substrate einzudringen, das Argentumcasein bei gleich starker Konzentration von Argentum nitricum und noch mehr von Argentinamin übertroffen wird. Es befindet sich also in letzterem Punkte nunmehr in Uebereinstimmung mit den Angaben Schäffer's. — Schließlich veröffentlicht Meyer noch eine Anzahl Desinfektionsversuche, die er mit Gonokokken angestellt hat. Er verfuhr ganz nach den Angaben Schäffer's und prüfte Argentum nitricum, Argentinamin und Argentumcasein. Er fand, dass die beiden ersteren ziemlich gleich schnell Gonokokken abtöten, Argentumcasein in gleicher Konzentration beiden etwas nach-, in stärkerer (1:750) ihnen gleichsteht.

M Brenning, Die Vergiftungen durch Schlangen.

Stuttgart. Ferdinand Enke. 1895.

In diesem Buche gibt Vf. eine recht dankenswerte Zusammenfassung unserer gegenwärtigen Kenntnisse über das Gift der Schlangen und dessen Wirkung. Der reiche und interessante Inhalt des Werkes möge hier durch die Kapitelüberschriften angedeutet werden. I. Statistisches über Schlangenbisse. II. Geschichte und Anatomie der Giftschlangen. III. Systematik der wichtigsten Giftschlangen. IV. Die Natur des Schlangengiftes. V. Die Wirkung des Schlangengiftes und die Symptomatologie der Vergiftung. VI. Ursachen und Mechanismus der Giftwirkung und des Todes. VII. Pathologisch-Anatomisches über die Vergiftung durch Schlangenbiss. VIII. Therapie des Schlangenbisses.

1) Rudolf Meyer, Ueber die baktericide Wirkung des Argentumcaseins (Argonin). Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankh., Bd. XX, 1895, S. 109.

Am schwächsten ist, wie man sich denken kann, das schwierige Kapitel: „Systematik der wichtigsten Giftschlangen“ ausgefallen. So ist *Trimeresurus gramineus* dreimal (als *Bothrops viridis* Dum., *Trimeresurus erythrinus* Cant., *T. gramineus* Shaw.), *T. formosus* Schleg. zweimal (als *Bothrops formosus* Schleg. und *Tropidolaemus sumatranus* Raffl.) angeführt; statt *Pellocolor* (S. 17) sollte es heißen *Peltepor*. *Vipera aspis* kommt weder in Kärnten noch in Dalmatien vor. Die Aneinanderreihung der Elapiden ist nicht sehr natürlich *Dendraspis angusticeps* ist als *Naja* weit von *D. jamesoni*, *Naja bungarus* (*Ophiophagus elaps*) weit von den anderen *Naja*-Arten, *Adeniphis* (*Callophis*) *intestinalis* von *A. (Elaps) bivirgatus* getrennt.

Bei der Besprechung der „Serpentes suspecti“ hätten die Untersuchungen von Peracca und Derogibus über *Coelopeltis* (Giornale R. Accad. di Medicina, 1883, Torino, Fasc. 6; Ref.: Biol. Centralbl., Bd. 4, S. 48—49) nicht unerwähnt gelassen werden sollen, auch kann ich mich einer Notiz von Dugès in der „Naturaleza“ (Mexico) erinnern, welche die Bisewirkung von *Tarbophis vivax* an einer Eidechse bespricht. *Elaps corallinus* scheint trotz ihrer Giftigkeit nicht sehr gefürchtet zu sein, jedenfalls ist sie weniger gefährlich, als die Seeschlangen, deren Giftwirkung der Verfasser zu unterschätzen scheint. Bei den *Bungarus*-Arten wäre wohl auch der gemeine javanische *B. semifasciatus* Kuhl zu erwähnen gewesen.

Was die Todesfälle durch Giftschlangen in den Tropen anbelangt, so hat Boettger in der neuen Auflage von „Brehm's Tierleben“ bereits Anlass genommen (VII. Bd., S. 202) die unsinnig übertriebenen Angaben über Menschenverluste in den Tropen namentlich in Britisch-Indien ins richtige Licht zu setzen und der Verfasser hätte gut daran gethan, diese sicher verbürgten und auch von mir durch Nachfragen bei Aerzten und anderen in Ostindien und auf den Sunda-Inseln wohnenden Personen bestätigt gefundenen Angaben zu berücksichtigen, anstatt den alten Klatsch in sein Buch aufzunehmen. Bei dieser Gelegenheit möchte ich gleich einige Bemerkungen über gewisse Schlangenbeschwörer mir gestatten. Der Verfasser erwähnt auf S. 64 die Aissakais in Algier, welche sich durch wildes Tanzen in einen Exaltationszustand versetzen und dann von Schlangen beißen lassen. Meines Erachtens können sich diese Beschwörer ruhig auch beißen lassen, ohne vorher zu tanzen, denn alle algerischen Schlangenbeschwörer ohne Ausnahme hantieren durchgehends mit ganz ungefährlichen Schlangen, nämlich vorwiegend mit den großen und gemeinen Arten *Zamenis hippocrepis* und *Coelopeltis lacertina*, welche durch ihre Bissigkeit bei dem eingebornen Publikum und den ahnungslosen Fremden den Eindruck gefährlicher Giftschlangen machen. Ich habe, um die interessanten algerischen Vipern *V. latastii* und *V. lebetina* zu erhalten wiederholt, namentlich in Batna mich mit derartigen Derwischen in Verbindung zu setzen gesucht, aber niemals eine wirkliche Giftschlange bei ihnen gefunden, da diese beiden Vipern sehr selten zu sein scheinen. Die *Naja haje* ist in den Barbarekenländern äußerst selten und die kleinen Vipern der Sahara (*Cerastes cornutus*, *C. vipera*, *Echis carinata*, von welchen die beiden letzteren noch dazu recht selten sind) eignen sich nicht für derartige Produktionen. Der vor wenigen Jahren in Wien aufgetretene „Fakir“ Soliman Ali, in dessen Programm als Sensationsnummer das „Beißen lassen“ durch Schlangen figurierte, deren Giftigkeit durch gute Aerzte, aber schlechte Herpetologen damals bereitwillig bestätigt wurde, bezog seine „Giftschlangen“, nämlich die bissigen Natternarten *Coluber aesculapii* und *Coronella austriaca* bei einem

nachschicken. Man begreift, dass ihm jedes Schülmadchen mit etwas Mut das „gefährliche“ Experiment des Beißenlassens durch diese Schlangen nachmachen konnte, ohne mehr als ein paar kleine Kratzwunden befürchten zu müssen. Dass die Brillenschlangen nicht durch die Wirkung der Musik betäubt und willenlos gemacht (S. 65) werden, ergibt sich nach den zweifellos richtigen Beobachtungen v. Tommasini's (Skizzen aus dem Reptilienleben Bosniens und der Herzegowina, Wien 1894, bei Carl Gerold's Sohn) auf S. 36, wonach der Gehörsinn bei den Schlangen und bei den Reptilien überhaupt schwach oder gar nicht entwickelt ist, von selbst. Die ausgezeichneten und unübertroffenen Schilderungen v. Tommasini's, können auch, was seine Erklärungsweise des Brillenschlangentanzes anbelangt, von mir vollinhaltlich bestätigt werden.

Schließlich möge auch die Bemerkung hier Platz finden, dass die Hornviper, die nach dem Verfasser (S. 17) von Herodot für ungiftig gehalten worden sein soll, in der algerischen Sahara, wenn auch nicht als unschädlich betrachtet, doch durchaus nicht für besonders gefährlich gehalten wird; mir wurde in Biskra und Tuggurth wiederholt von französischen Offizieren und anderen Personen erzählt, dass der Biss der *Cerastes* nicht tödtlich sei, und dass in Geryville, Laghouat u. a. O. ihnen kein Todesfall durch diese Art — welche infolge ihrer Hörner mit keiner anderen Schlange dieser Gegend verwechselt werden kann — bekannt geworden sei. Auch die Araber zeigten vor der *Cerastes* weit weniger Entsetzen, als die Bewohner der jonischen Inseln, die übrigens in dieser Beziehung große Helden sind, vor einer unschuldigen Blindschleiche oder Johannisechse.

Lesenswert sind namentlich die Kapitel: über die Therapie des Schlangensbisses, welches eine recht vollständige Aufzählung und Besprechung der operativen, mechanischen, tierischen, chemischen, pflanzlichen Mittel und der Impfungen mit Schlangengift enthält, ferner die Kapitel V—VII, welche die Wirkung des Bisses behandeln.

Obwohl nichts Neues enthaltend, ist das kurz gefasste, verständlich geschriebene und alles Wissenswerte über den Gegenstand mit zahlreichen Litteraturnachweisen enthaltende Werk, welches wirklich die Bedürfnisse der meisten Leser, namentlich Mediziner, Physiologen und Zoologen befriedigen dürfte, sehr zu empfehlen.

Werner (Wien).

Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16, zu richten.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Juli 1895.

Nr. 14.

Inhalt: **Wille**, Ueber die Lichtabsorption bei den Meeresalgen. — **Haacke**, Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung (Fortsetzung). — **Mendelsohn**, Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen. — **Winternitz**, Ueber Allgemeinwirkungen örtlich reizender Stoffe. — **Loew**, Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage.

Ueber die Lichtabsorption bei den Meeresalgen.

Vortrag, gehalten in der biologischen Gesellschaft zu Christiania, 21. März 1895.

¹ Von **N. Wille**.

Vor ungefähr 35 Jahren zeigte J. Sachs, dass die verschiedenen Pflanzenteile viel mehr durchleuchtend für Sonnenstrahlen seien, als man bis dahin angenommen hatte, indem er unter anderem zeigte, dass es 5 aufeinander gelegte Blätter von Kirschen, 9 von *Sonchus asper* u. s. w. erforderte, bis sie im Stande waren alles auf sie direkt fallende Sonnenlicht zu absorbieren.

Wenn das Licht Pflanzenteile durchdringt, wird doch selbst in dünnen Schichten ein Teil der Lichtstrahlen absorbiert und das Licht, welches durchdringt, ist deshalb verändert, sowohl in seiner Intensität wie in seiner Zusammensetzung.

Sachs¹⁾ sagt hierüber Folgendes: „Diese und viele andere Beobachtungen zeigen, dass das Eindringen des Lichtes in die chlorophyllarmen und chlorophyllfreien Gewebe einem bestimmten Gesetze unterliegt; die chemischen Strahlen werden schon von sehr dünnen Schichten geschwächt und vernichtet; die violetten dringen etwas tiefer, noch tiefer die blauen, Rot, Orange, Gelb, Grün dringen bei weitem tiefer ein als das Blau; zuletzt verschwindet das Rot und das Grün; also die brechbarsten Elemente des Lichtes werden zuerst und in den äußeren Schichten absorbiert, die minder brechbaren dringen sehr tief ein“.

1) J. Sachs, Ueber die Durchleuchtung der Pflanzenteile (1860). Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Leipzig 1892, S. 175.

Bei meinen Untersuchungen über den anatomischen Bau der Meeresalgen habe ich sehr oft bei Braunalgen und Rotalgen Chromatophoren tief im Zellengewebe dieser Algen beobachtet. Als besonders bemerkenswert können in dieser Beziehung genannt werden, die innersten mechanischen Zellen in den Stielen bei *Alaria* und *Laminaria*, die Zellen des Filzgewebes in den Blasen der Fucaceen¹⁾ und das innere Assimilationsgewebe im Thallus von *Desmarestia aculeata*²⁾.

Da ich nicht annehmen konnte, dass diese Chromatophoren ganz und gar funktionslos seien, obgleich die genannten Algen bei oberflächlicher Beschauung dunkel aussehen und keine Lichtstrahlen tief einzudringen zu erlauben scheinen, nahm ich im Herbst 1889 einige Untersuchungen über diese Frage vor. Ich kann doch nicht unterlassen hinzuzufügen, dass diese Untersuchungen, die in der Stube eines Fischers ausgeführt wurden und also ohne die Hilfsmittel eines botanischen Laboratoriums, nur als vorläufige zu betrachten sind. Ich hoffte Gelegenheit zu bekommen, diese Frage von Neuem aufzunehmen; da es aber scheint, dass sich nicht sobald dazu eine Gelegenheit bieten wird, teile ich meine Beobachtungen hier mit, da dieselben selbst in ihrer jetzigen unvollständigen Form von einigem Interesse sein dürften.

Es zeigte sich sogleich, als ich am 28. August um 11—12 Uhr Vormittags und bei unbewölktem Himmel an die untere Tubusöffnung des Mikroskopes (Diameter 7,3 mm, die Größe der Oeffnung also 23 mm²) das Stück eines Blattes von *Laminaria* presste und die obere Oeffnung fest an das Auge hielt, dass unerwartet viel Licht durch den braunen Thallus drang, wenn er vom direkten Sonnenlichte getroffen wurde. Zur näheren Bestimmung der Lichtstrahlen die von den verschiedenen Algen absorbiert wurden, benützte ich ein Mikrospektroskop von Zeiss. Ich stellte hierbei den Spiegel des Mikroskopes so ein, dass ein Band paralleler direkter Sonnenstrahlen auf den Tubus des Mikroskopes durch eine Blendscheibe geworfen wurde, deren Oeffnung 5 mm im Diameter war. Das Objektiv wurde abgeschraubt und der Teil der Alge, der untersucht werden sollte, wurde fest an die untere Tubusöffnung gepresst, die wie erwähnt, einen Diameter von 7,3 mm hatte. Der Abstand vom Spiegel bis zur Oeffnung des Mikroskoptubus war 8 cm und die Länge des Tubus, in dessen oberem Ende das Mikrospektroskop sich befand, war 14,4 cm.

In diesem, auf diese Weise erhaltenen Mikrospektrum untersuchte ich nun, wo Lichtabsorption stattfand. Da es sich hierbei zeigte, dass die Zellschichten die zu dem eigentlichen Assimilationsgewebe ge-

1) N. Wille, Om Fucaceernes Blärer. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handlingar, Bd. 14, Afd. III, Nr. 4, Stockholm 1889, S. 5, Tab. I, II.

2) Edla Söderström, Ueber den anatomischen Bau von *Desmarestia aculeata* (L.) Lam. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handlingar, Bd. 14, Afd. III, Nr. 3, Stockholm 1889, S. 12.

hörten und besonders reich mit Chromatophoren versehen waren, ohne Vergleich das meiste Licht absorbierten, maß ich auch in jedem einzelnen Falle die Dicke des Assimilationssystemes (bei einer Vergrößerung von 44).

Wie die Absorption in einigen verschiedenen Algen vor sich geht, zeigt die nachfolgende Tabelle.

	Die Breite der Absorptionsbänder = λ .						Die Dicke des Thallus in mm.	Die gesamte Dicke des Assimilationsgewebes
	I Endabsorption	II	III	IV	V	VI Endabsorption		
1. <i>Orothallia nodosa</i> ¹⁾ junge Blase	75—73	68—67			50 _{1/2} —49	44—40	0,477	0,116
2. Dieselbe ausgewachsene Blase	75—73	68 _{1/2} —67	64—63		51—49	44—40	0,556	0,116
3. Dieselbe ²⁾ alte Blase	75—72	69—67	64—63	59 58	53—	—40	0,625	0,159
4. <i>Fucus vesiculosus</i> ³⁾ junge Thallusspitze	75—74	68 _{1/2} —67			51—49	43—40	0,523	0,136
5. Dieselbe ⁴⁾ alte Blase	75—72	69—67	64—62 _{1/2}	59 58	51—	—40	0,477	0,070
6. <i>Laminaria digitata</i> ⁵⁾ das Blatt	75—74	69—67	65—63	59—58	50 _{1/2} —	—40	0,716	0,090
7. <i>Rhodomenia palmata</i> das Blatt ⁶⁾	75—74	69—67 _{1/2}		58—56	51—49	41 _{1/2} —40	0,170	0,090

Ich kann doch die Bemerkung nicht unterlassen, dass die Grenzen der Absorptionsbänder in obenstehender Tabelle nicht absolut genau sind, da es unter den schwierigen Verhältnissen unmöglich war, diese mit vollkommener Sicherheit zu bestimmen. Die Beobachtungsfehler

1) Die untersuchten Blasen wurden immer halbiert und die Mikroskoptube gegen ihre innere konkave Seite gepresst. Nachdem das Stück untersucht war, wurde ein Querschnitt angefertigt dessen Dicke, sowie die des Assimilationsgewebes gemessen wurde. Inbetriff der Blasen (1. 2. 3. 5) beziehen die Maße sich nur auf die eine Seite der Blasen.

2) Diese Blase war ganz olivenbraun und das innere Filzgewebe war braun und abgestorben.

3) Die Thallusspitze die ganz (ungespalten) untersucht wurde, war von gelbbrauner Farbe, sie war etwas dicker in der Mitte, wo die Rippe geht und das angegebene Maß ist durch diese berechnet.

4) Diese Blase war alt und olivenbraun, mit spröder Wand; die Zellen schienen jedoch lebend zu sein.

5) Das untersuchte Stück war ungefähr mitten vom Blatte genommen, von einer vollständig ausgewachsenen *Laminaria digitata*.

6) Untersucht wurde der untere Teil eines blattartigen Thallusabschnittes, der ca. 8 cm lang war, sowohl dieser wie Nr. 4 und 6 sind nicht halbiert und die angegebenen Maße gelten deshalb für den ganzen Thallus mit dem Assimilationsgewebe an beiden Seiten.

sind jedoch nirgends so groß, dass sie Bedeutung in der vorliegenden Frage haben könnten.

Aus vorstehender Tabelle geht hervor, dass es besonders die Endabsorptionen der mehr brechbaren Strahlen sind, die mit zunehmenden Alter und Dicke der untersuchten Pflanzenteile fortschreiten; die Endabsorption im roten Teile des Spektrums erweitert sich auch, doch breitet sie sich bei den untersuchten Algen nicht so sehr aus, dass sie mit dem Absorptionsband II verschmolz, welches das für das Chlorophyll am meisten charakteristische Absorptionsband ist. Ein Teil des roten Lichtes wird darum selbst durch ziemlich dicke Algenschichten dringen, was ja auch bei lebenden Blättern¹⁾ der Fall ist. Die verschiedenen Absorptionsbänder werden freilich deutlicher bei den untersuchten Pflanzenteilen, je nachdem diese älter oder dicker sind, aber sie werden im Allgemeinen doch nicht viel breiter. Es ist überwiegend die Endabsorption vom blauen Ende des Spektrum, die fortschreitet, also die violetten, blauen und zum Teil die grünen Strahlen, die nach und nach verschwinden, aber selbst bei ältesten Teilen (alte Blasen von *Ozothallia nodosa* und *Fucus vesiculosus*) erstreckt doch die Endabsorption sich (inbezug auf die halbierten Wände) nicht weiter als bis zu der Frauenhofer'schen Linie *E*, so dass auch hier die Hauptmasse der grünen, gelben, orange und roten Strahlen nicht absorbiert werden, sondern bis in das innerste Zellengewebe der Algen, wo Chromatophoren vorkommen, eindringen können.

Die stärkste Spaltung der Kohlensäure vollzieht sich ja bei den grünen Pflanzen im roten Teile des Spektrum (zwischen den Frauenhofer'schen Linien *B* und *C*), wo auch die stärkste Lichtabsorption des Chlorophylls stattfindet; außerdem gibt es ein anderes, aber weniger hervortretendes Assimilationsmaximum im blauen Teile des Spektrum.

Nun hat inzwischen Engelmann²⁾ mit Hilfe der Bakterienmethode zeigen können, dass eine Verschiebung des Assimilationsmaximums zu Licht von anderer Brechbarkeit vorkommen kann, wenn das Licht nämlich erst durch solche Pflanzenteile passiert, welche die Lichtstrahlen absorbieren, die eigentlich die stärkste Assimilation hervorrufen. Selbstverständlich wird die Assimilation in diesem letzten Falle im Allgemeinen viel geringer sein als im Ersteren.

Was nun die Möglichkeit betrifft, dass die oben genannten, weniger brechbaren und stark leuchtenden Lichtstrahlen, die selbst bis zu den Chromatophoren eindringen können, die sich tief im Innern der Algenewebe befinden, hinreichend sein könnten, Assimilation hervorzurufen, so habe ich zwar keine Gelegenheit gehabt dieser einer direkten ex-

1) A. Tschirch, Untersuchungen über das Chlorophyll, V. Bericht der deutschen bot. Ges., Bd. 1, Berlin 1883, S. 462, Taf. XIV.

2) W. Engelmann, Ueber Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Mikrospektrum, Botanische Zeitung, Jahrg. 40, 1882, Sp. 426.

perimentalen Untersuchung zu unterwerfen, ich hege jedoch keinen Zweifel, dass es so geschehen kann, da theils Engelmann's oben genannte Untersuchungen für eine solche Möglichkeit sprechen und außerdem das Verhalten der Gasarten in den Blasen der Fucaceen indirekt dasselbe beweisen.

Die bekannten Schwimmblasen der Fucaceen machen eine Art Interzellularraum aus, die einzigen, welche diese Algen besitzen, die nicht in Verbindung mit der atmosphärischen Luft stehen, sondern überall vom Zellengewebe der Algen umgeben sind. Eine vorläufige Untersuchung der Blasen der Fucaceen und der darin sich befindenden Gasarten, wurde von mir 1887¹⁾ und später von Hedwig Lovén 1890²⁾ vorgenommen.

Als Resultat meiner Untersuchungen spreche ich im letzten meiner genannten Aufsätze (S. 18) folgendes aus: „Die obigen Thatsachen sind nicht allein durch die Annahme einer gewöhnlichen Diffusion von der im Meerwasser enthaltenden Luft (31,1—36,7% Sauerstoff) oder von der atmosphärischen Luft (21% Sauerstoff) zu erklären. Ich habe also drei Hypothesen aufgestellt, die zur Zeit als beinahe gleichberechtigt angesehen werden dürfen, nämlich: entweder assimilieren die Zellen des Filzgewebes im Sonnenschein und es wird sogleich die durch die Respiration gebildete Kohlensäure gespalten; oder der Sauerstoff der Blasen ist hauptsächlich nur durch die Assimilationsthätigkeit des Assimilationssystemes gebildet, während der von außen hereindiffundierende Sauerstoff im Dunkeln schon in den äußeren Zellschichten durch die Respiration verbraucht wird; oder der Sauerstoffgehalt des umgebenden Wassers wird allmählich durch die Respiration der Fucaceen vermindert“.

Es ist in völliger Uebereinstimmung hiermit, wenn Fräulein Hedwig Lovén in der letzten ihrer Abhandlungen (S. 116) als Hauptresultat einer Reihe genauer Analysen der Gasarten in den Blasen der Fucaceen findet, dass die Zusammensetzung der Luft in den Blasen nicht dieselbe ist wie die der Luft des Wassers und dass der Gasaustausch, zwischen diesen nicht durch gewöhnliche Diffusion geschieht; dass die Sauerstoffmenge in den Blasen verschieden zu verschiedenen Zeiten des Tages sei, am größten zur Mittagszeit und kleinsten bei Nacht; dass die Algen einen Teil des Sauerstoffes der Blasen bei der Atmung verwenden, den sie jedoch durch die Assimilation erstatten und dass sie

1) N. Wille, Ueber die Blasen der Fucaceen (Biologiska föreningens förhandlingar, Bd. 1, Nr. 3, Stockholm 1888) und „Om Fucaceernas Bläror“ (Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handlingar, Bd. 14, Afd. III, Nr. 4, Stockholm 1889).

2) Hedwig Lovén, Några rön om Algernas anding (Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handlingar, Bd. 17, Afd. III, Nr. 3, Stockholm 1891) und „Något om luften i Fucaceernas bläsor (Öfversigt af k. sv. Vet. Akad. Forhandl., 1892, Nr. 2, Stockholm 1892).

bei Sauerstoffmangel in dem sie umgebenden Wasser den Sauerstoff der Blasen vollständig verbrauchen können“.

Unsere Resultate stimmen also gut überein und es bleibt deshalb nur die Frage übrig, welche von den von mir aufgestellten Hypothesen zur Erklärung der Zusammensetzung der in den Blasen enthaltenen Luft unter ungleichen Verhältnissen sich als zutreffend erweist.

Hedvig Lovén's¹⁾ Analysen des Wassers, in welchem Fucaceen 24 Stunden lang im Dunkeln aufbewahrt waren, zeigte eine starke Abnahme der Sauerstoffmenge und ein Zunehmen an Kohlensäure auf Grund der Atmung der Algen. Es zeigt sich auch, dass die Algen beim längeren Aufbewahren im Dunkeln, ziemlich schnell den im Wasser befindlichen freien Sauerstoff verbrauchen und dann fortgehend bedeutende Menge von Kohlensäure bei intramolekulärer Atmung produzieren.

Der von mir zuerst nachgewiesene Verbrauch an Sauerstoff in den Blasen der Fucaceen, wenn diese im Dunkeln in einem kleinen Volumen Wasser liegen, erweist sich also als auf der Respiration der Algenzellen beruhend.

Stellen wir dieses in Zusammenhang mit der Thatsache, dass die Luft in den Blasen im starken Sonnenlichte einen höheren Sauerstoffgehalt als die Luft des Wassers zeigt, so ist klar, dass die Zusammensetzung der Luft in den Blasen der Fucaceen, nicht durch Diffusion aus der in dem sie umgebenden Wasser enthaltenen Luft erklärt werden kann.

Die größere Sauerstoffmenge in den Blasen bei starkem Sonnenschein erklärt sich dadurch, dass der durch die Assimilation im Assimilationssysteme gebildete Ueberschuss an Sauerstoff in den Hohlraum der Blasen diffundiert und so das Verhältnis verrückt, welches stattfinden würde, wenn die Zusammensetzung der Blasenluft nur von der Diffusion der Wasserluft abhängig wäre. Aber selbstverständlich wird in dem inneren Zellengewebe der Algen eine Respiration vor sich gehen, und wenn diese im Sonnenlichte sich nicht durch Kohlensäurebildung zu erkennen gibt, so muss dies darauf beruhen, dass die genannten Chromatophoren im inneren Zellengewebe der Algen im Stande sind, diese Respirationskohlensäure nach und nach, wie sie sich bildet, zu spalten.

Wie ich also nachgewiesen habe, dringen Sonnenstrahlen genügend für diese Zwecke noch selbst bis zu den innersten Chromatophoren ein, welche gar wohl assimilieren können, da sie in bezug auf Lichtstärke nicht schwieriger gestellt sein können als die Chromatophoren anderer Pflanzen die in einem Walde unter dichten Laubbäumen wachsen.

Ich bin deshalb zu dem Resultate gekommen, dass diese genannten Chromatophoren in den innern Zellen der Algen, die bei *Desmarestia*

1) Hedvig Lovén, Några rön om Algernas anding, S. 9.

aculeata sogar so hervortretend sind, dass sich hier ein ausgeprägtes sekundäres inneres Assimilationsgewebe bildet, die Aufgabe haben Kohlensäure zu spalten, die bei dem Respirationsprozesse in den inneren Zellen der Algen entsteht und die nicht so leicht aus der Alge, in das diese umgebende Wasser oder nach ihrem eigentlichen Assimilationsgewebe entströmen kann, da die Algen Interzellulargänge entbehren, in welchen die Gasströmung wie bei höheren Pflanzen vor sich gehen kann. Besonders sind ja sonst gerade die Wasserpflanzen reichlich mit großen Luftgängen versehen, in denen eine lebhaft Gasströmung stattfinden kann; wenn man aber die Blasen der Fucaceen ausnimmt, deren Bedeutung in einer ganz anderen Richtung liegt, entbehren die Algen ja gänzlich solcher Wege für die Strömungen der Gasarten, die darum durch Osmose von Zelle zu Zelle vor sich gehen muss, was ohne Zweifel viel mehr Zeit erfordert und nicht so große Ausbeute in dieser Beziehung geben wird.

Wiesner und Molisch¹⁾ haben gezeigt, dass Kohlensäure außerordentlich leicht durch den Thallus von *Ulva latissima* in lebendem Zustande diffundiert, aber die Membranen, die bei dieser Pflanze durchdrungen werden sollen, sind dünn und man hat nur 1—2 Zellschichten, so dass die hier gefundenen Resultate nicht ohne weiteres auf andere Algen mit einem ganz anderen Bau übertragen werden können. In neuerer Zeit haben auch Stahl²⁾ und Blackman³⁾ gezeigt, dass der Gasaustausch bei den höheren Pflanzen, im Gegensatz zu früheren Annahmen, wesentlich durch Interzellulargänge und Spaltöffnungen sich vollzieht.

Da nun die Algen solche entbehren, helfen sie sich auf eine andere Weise bei dem Gasaustausche für ihre intensive Kohlensäureassimilation (die ihr rascher Wuchs hervorruft) und Respiration. Das eigentliche Assimilationssystem zur Spaltung der aus dem Wasser aufgenommenen Kohlensäure ist nämlich bei den Algen bis in die äußerste oder jedenfalls bis in die 2—3 äußersten Zellschichten verlegt, indem eine Epidermis in dem Sinne wie bei den höheren Pflanzen, ganz und gar fehlt.

Um aber die in dem inneren Gewebe durch Respiration gebildete Kohlensäure zu spalten, haben die Algen also weniger hervortretende innere Chromatophoren, die bei Sonnenlicht diese Arbeit ausführen

1) J. Wiesner und H. Molisch, Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 98, Abt. I, Juli 1889, S. 30

2) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitung, Jahrg. 52, Heft 6, 7, Leipzig 1894, S. 141.

3) F. F. Blackman, Experimental researches on Vegetable Assimilation and Respiration, Nr. II. Proceedings of the Royal Society, Vol. 57, Nr. 342, S. 168.

können, so wie das der Fall ist mit den Zellen des Filzgewebes in den Blasen der Fucaceen. Auf diese Weise wird auch das eigentümliche Auftreten eines inneren Assimilationsgewebes bei *Desmarestia aculeata* verständlich. Bei dieser Alge kann nämlich angenommen werden, dass eine lebhafte Respiration in den großen und protoplasma-reichen Zellen des Zentralzylinders vor sich geht und die dadurch gebildete Kohlensäure wird da unmittelbar aufgenommen und durch das innere Assimilationsgewebe gespalten, während das äußere Assimilationsgewebe dazu bestimmt ist, die aus dem umgebenden Wasser aufgenommene Kohlensäure aufzunehmen und zu spalten.

Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung.

Von Wilhelm Haacke.

(Fortsetzung.)

Die Aufgabe einer Theorie der Vererbung scheint mir die zu sein, die hohe Organisation des ausgebildeten Tieres und der fertigen Pflanze auf die tiefe Organisation der Anlage zurückzuführen. Wir haben zu bedenken, dass wir von der chemischen Zusammensetzung der Stoffe, die im Leibe der Zelle eine Rolle spielen, so gut wie nichts wissen. Deshalb dürfte es übereilt sein, für ein hoch organisiertes Tier ohne Weiteres auch eine hoch organisierte Anlage anzunehmen. So gut wie sich hoch organisierte Tiere im Laufe der Phylogenese aus niedrig organisierten, etwa amöbenähnlichen, entwickelt haben, so gut kann sich auch während der Ontogenese ein hoch organisiertes Tier aus einer tief organisierten Anlage entwickeln. Wir haben es ja mit organischen Substanzen zu thun, deren atomenreiche Moleküle aus einer langen Reihe verschiedener Elemente zusammengesetzt sind, und die chemischen Prozesse, die während der Ontogenese stattfinden, können deshalb sehr wohl aus einer geringen Anzahl verschiedener organischer Substanzen eine große Anzahl von verschiedenen Stoffen, zu denen beispielsweise die Nerven- und Muskelsubstanz, die des Knorpels und die Hornsubstanz der Haare gehören, erzeugen. Die Nötigung, einem hochorganisierten Tiere auch eine hochorganisierte Anlagesubstanz zuzuschreiben, scheint mir also durchaus nicht vorzuliegen. Es scheint mir viel wahrscheinlicher zu sein, dass die Eizelle eines Menschen ebenso niedrig organisiert ist wie eine Amöbe, wenn sie sich auch von dieser in spezifischer Weise unterscheidet. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass die Eizelle eines höheren Tieres ebenso niedrig organisiert ist wie eine Amöbe, oder dass diese dieselbe Organisationshöhe aufweist wie jene. Dass die Amöbe eine Amöbe bleibt, liegt, abgesehen von ihrer spezifischen

Zusammensetzung, an den Einflüssen der Umgebung, ebenso wie es von diesen abhängt, dass aus dem Ei eines Menschen ein Mensch wird. Infolge der äußeren Einflüsse, welche den Keim eines Menschen im Uterus treffen, werden die Anlagesubstanzen, die er enthält, zu einer langen Reihe von chemischen Umbildungsprozessen genötigt, während die äußere Umgebung der Amoebe diese nicht nötigen, eine große Reihe von chemischen Umbildungsprozessen zu durchlaufen, obwohl die organischen Substanzen, aus welchen sich die Amoebe aufbaut, einen nicht minder komplizierten Atomenbau besitzen mögen, als die, welche in der Eizelle eines Menschen enthalten sind. Es scheint mir demnach ein Fehler zu sein, aus der hohen Organisation eines entwickelten Tieres auf eine hohe Organisation seiner Anlage zu schließen. Die hohe atomistische Zusammensetzung der meisten Stoffe, die im Organismus, und zwar in allen Organismen eine Rolle spielen, gestattet in jedem Falle eine sehr große Reihe von chemischen Prozessen, die zur Bildung neuer Stoffe führen, sonst hätten sich aus einfachsten amoebenartigen Wesen keine höheren Tiere entwickeln können. Weil sich aber amoebenartige Geschöpfe im Laufe der Phylognese zu höheren Tieren umbilden konnten, deshalb kann sich auch eine amoebenartige Eizelle im Laufe der Ontogenese zu einem hoch entwickelten Organismus ausbilden. Dass das Erstere geschah und das Letztere noch fortwährend geschieht, ist den Einflüssen der Umgebung zu verdanken.

Vielleicht veranlassen diese Bemerkungen Hertwig, auch seinerseits die Frage in Erwägung zu ziehen, ob er nicht unbewusster Weise in den von ihm gerügten Weismann'schen Fehler verfallen ist. Ich für meine Person bin über Hertwig's Anschauungen nicht ins Klare gekommen.

Was nun Hertwig's sonstige Ansichten anlangt, so hat er sich dieselbe Anschauung zu eigen gemacht, die ich in „Gestaltung und Vererbung“ entwickelt habe, die Anschauung nämlich, dass die Spezifikation einer Zelle von dem Platze, den sie im Organismus einnimmt, abhängt, dass der histologische Charakter einer Zelle Funktion ihrer Lage sei. Hertwig erwähnt es allerdings nicht, dass ich diese Anschauung eingehend begründet habe, hingegen sagt er, dass er in ihr mit Driesch übereinstimme. Allein die Anschauung von Driesch ist doch recht wesentlich von der, die Hertwig mit mir teilt, verschieden. „Es sieht“, sagt Driesch, „bei Hertwig so aus, als sei die Gastrula aus dem Eibau und der Thatsache des Wachsens ohne weiteres ableitbar (wie sich auch Goette und Haacke das vorstellen), während sie doch die Inszenierung eines neuen an spezifischem Ort ist“, und ferner: „So sollen Zellen zu Entodermzellen werden, weil sie eingestülpt, also in anderen Lagebeziehungen zur Umgebung sind; die Einstülpung soll ,aus den Wachstumsverhältnissen

der Blasenwand zu erklären' sein. Eben dieses Wachsen aber an spezifischem Ort — muss ich da, wie schon erst, entgegen — ist zu 'erklären', d. h. eine Auslösungsursache ist dafür anzugeben, und zwar ist dieses Wachsen etwas Neues, nicht mechanisch Ableitbares; es ist in einem ausgelösten chemischen Differentwerden gegenüber dem Nichtwachsenden in letzter Instanz begründet; also werden 'Entodermzellen' doch in ihrem Charakter bestimmt, ehe sie drinnen sind; als wachsende und sich teilende Zellen (im Gegensatz zu den nicht wachsenden und sich nicht teilenden) sind sie eben zunächst Entodermzellen, wennschon sie später im Laufe weiterer Induktionen ihr Wesen noch mehrfach ändern mögen. Die von Hertwig bekämpfte Auffassung der Entodermbildung ist also doch richtig, wennschon es die Determinantenlehre nicht ist."

Aus diesem Zitate geht deutlich hervor, dass Hertwig aus Driesch's früheren Schriften etwas Anderes herausgelesen hat, als darin steht, und zwar hat er das herausgelesen, was ich in „Gestaltung und Vererbung“ entwickelt habe, die Anschauung nämlich, dass die Entodermzellen nur deshalb zu Entodermzellen werden, weil sie das innere Keimblatt der Gastrula bilden. Die Einstülpung ist nach meiner Auffassung Ursache der spezifischen Ausbildung der Entodermzellen. Nach Driesch's Auffassung dagegen ist die Einstülpung Folge der vorhergehenden Ausbildung von Entodermzellen, und Hertwig teilt meine Auffassung.

Die Versuche betreffend, zwischen der Epigenesislehre und der Präformationstheorie zu vermitteln, sagt Haeckel: „Für ganz vergeblich und wertlos müssen wir die neuerdings angestellten Versuche halten, zwischen jenen entgegengesetzten Theorien einen Mittelweg zu finden und die richtigen Grundgedanken Beider zu verschmelzen. Nach unserer festen Ueberzeugung kann nur eine von Beiden wahr sein. Entweder Präformation und Kreatismus, oder Epigenis und Transformismus.“ Mit diesem „entweder — oder“ wiederholt Haeckel die Quintessenz meines Aufsatzes über „Schöpfung und Wesen der Organismenform“.

Der Grundgedanke des Präformismus, der neuerdings wohl am klarsten von Weismann ausgesprochen ist, ist der, dass die Organe des entwickelten Körpers durch Determinanten im Keime vorgebildet sind, und dieser Grundgedanke lässt sich nicht mit dem Grundgedanken der Epigenesislehre, der wohl am schärfsten von mir ausgesprochen ist, insofern als ich ein „monotones“, d. h. aus, ihrem Wesen nach, gleichen Teilen zusammengesetztes, Plasma annehme, vereinigen. Eine Annahme muss aber der Präformationstheorie und der Epigenesislehre gemeinsam sein, die Annahme nämlich, dass das Plasma eine bestimmte Form haben muss. Dieser Annahme genügt Weismann dadurch, dass er seinen Iden eine feste Gestalt

zuschreibt, und ich habe der Notwendigkeit, bestimmte Formenverhältnisse im Keime anzunehmen, dadurch entsprochen, dass ich mein Plasma kleine Krystalle von bestimmter Form bilden, und diese, die ich Gemmen nenne, zu Individualitäten höherer Ordnung, den Gemmarien, in bestimmter Weise zusammentreten lasse, wobei ich unter Plasma nur den Stoff, aus welchem sich die Gemmen aufbauen, nicht aber auch alle möglichen anderen Stoffe, die neben dem Plasma in der Zelle enthalten sind, verstehe. Meine Gemmarien haben, weil die Gemmen in ihnen in bestimmter Weise angeordnet sind, auch eine bestimmte Form, und ich habe sie mit Anziehungspolen, die natürlich bei verschiedenen geformten Gemmarien auch in verschiedener Weise angeordnet sein müssen, ausgestattet. Unter diesen Voraussetzungen müssen sich die Gemmarien einander anziehen und dabei in bestimmter Weise um einen Mittelpunkt, den des Centrosomas der Zelle nämlich, anordnen, und hierdurch kommen die Symmetrieverhältnisse der Eizelle zu Stande, aus der ich dann die Symmetrieverhältnisse des späteren Organismus ableite. Ich habe also ein regulatives Prinzip angenommen, ohne dessen Annahme wir nicht auskommen können. Dieses regulative Prinzip erklärt z. B. die von Wilson beobachtete Thatsache, dass sich isolierte Blastomeren des *Amphioxus* zu normal geformten Larven entwickeln. Ich wundere mich, dass man die Notwendigkeit der Annahme eines regulativen Prinzips nicht anerkennen will. Hertwig lässt die Schwerkraft und das spezifische Gewicht eine große Rolle bei der Anordnung der Stoffe im Leib der Eizelle des Frosches spielen. Die Schwerkraft ist aber unfähig, eine bilateral-symmetrische Stoffanordnung, wie wir sie im unversehrten Froschei finden, zu treffen. Um diese Anordnung und die Beobachtungen von Wilson zu erklären, müssen wir entweder Weismann und Roux folgen, was indessen, wie ich jetzt mehrfach gezeigt zu haben glaube, nicht gut angeht, oder aber wir müssen die wesentlichen Annahmen meiner Gemmarientheorie acceptieren. Ein drittes gibt es schwerlich.

Diese letztere Behauptung wird vermutlich nicht gutgeheßen werden von Hans Driesch. Driesch, mit dessen Formenphilosophie ich mich in einem früheren Beitrage zu dieser Zeitschrift beschäftigt habe, hat seinen theoretisch-biologischen Arbeiten kürzlich eine neue folgen lassen, eine „Analytische Theorie der organischen Entwicklung“. Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle näher auf Driesch's Theorie einzugehen; ich will nur das Verhältnis seiner Lehre zu meiner Gemmarientheorie klarlegen.

In „Gestaltung und Vererbung“, sowie in dem Aufsätze über „Die Träger der Vererbung“ habe ich dargelegt, dass der Leib der Eizelle als der Träger der Formenvererbung zu betrachten sei, der Kern dagegen die Uebertragung chemischer Besonderheiten bewirke. Ich habe dabei auseinandergesetzt, dass ich das Polkörperchen oder

Centrosoma, das gegenwärtig eine so hervorragende Rolle als Gegenstand mikroskopischer Forschung spielt, als einen Bestandteil des Zelleibes betrachte, als dessen organischen Mittelpunkt, und dass ich gerade das Plasma, aus welchem das Centrosoma aufgebaut ist, und solches Plasma des übrigen Zelleibes, das dem Polkörperplasma gleicht, als Träger der Formenvererbung betrachte. Dieses Plasma ist nach meiner Anschauung aus den Gemmarien zusammengesetzt. Driesch verwirft zwar meine Gemmarienlehre, aber die Anschauung, dass die spezifische Form des Organismus im wesentlichen durch den Bau des Zelleibes oder Celleus (Haeckel) der Eizelle bestimmt wird, dass der Kern dagegen durch seine chemischen Eigentümlichkeiten eine Bedeutung für die Entwicklung habe, teilt Driesch unbewusst mit mir. Denn ohne einen geordneten Bau des Eicelleus vermag das von Driesch im Kerne angenommene ungeordnete Stoffgemenge seine Wirksamkeit nicht zu entfalten.

Die Theorie von Driesch lässt sich kurz als eine Theorie der Entstehung des spezifisch geformten Organismus aus einer Eizelle mit spezifisch geformtem Zelleibe, und mit einem Celleus, dessen Bau gegeben ist, bezeichnen. Driesch behandelt die allgemeinen für alle Organismen gleichen physiko-chemischen Prozesse, die zur Bildung des typischen Organismus aus einer Eizelle mit typisch geformtem Zelleibe und einem aus verschiedenen Stoffen gemischtem Kern, dessen einzelne Stoffe einen bestimmten chemischen Charakter haben, führen. Nur dadurch, dass der Leib der Eizelle einen bestimmten typischen Bau hat, ist nach Driesch die Möglichkeit gegeben, dass das Kind den Eltern gleicht, und wenn auch der Kern ebenso sehr zur Entwicklung nötig ist wie der bestimmt geformte Leib der Eizelle, so kann der Kern doch nichts ohne einen typisch gebauten Eicelleus anfangen. Im Leib der Eizelle besteht Ordnung; der Kern ist Vererbungsträger chemischer Eigentümlichkeiten. Das ist aber die Ansicht, die ich in eingehender Weise und, wie ich glaube, auch unzweideutig und klar begründet habe. Wenn Driesch also sagt, das Geheimnis seiner Theorie läge darin, dass er im Ei zwei Dinge als gegeben annähme, nämlich das Anlagengemisch des Kernes und den Eibau, von denen nur letzterer formal, aber nicht kompliziert formal sei, so darf ich wohl bemerken, dass die Annahme zweier Dinge im Ei, nämlich eines formalen, aber nicht kompliziert formalen Baues des Eicelleus und eines Kernes, der aus einem Stoffgemisch besteht, nach meiner Ansicht zwar kein Geheimnis meiner Theorie ist, sondern einer derjenigen Bestandteile der Gemmarienlehre, die einem Kenner der letzteren am meisten aufgefallen sein dürften.

Meine Unterscheidung zweier Vererbungsträger, nämlich des Zelleibes, insbesondere dessen organischen Mittelpunktes, des Centrosomas,

beziehungsweise des Plasmas, aus welchem das Centrosoma und die seinen Elementen gleichenden Plasmabestandteile des Zellleibes aufgebaut sind, und des Zellkernes, hätte, wie ich glaube, für Driesch wohl die Veranlassung abgeben können, eine noch etwas eingehendere Analyse der organischen Entwicklung vorzunehmen, als er sie uns bringt, und zwar umsomehr, als ich mich eingehend über die Träger der Vererbung ausgesprochen habe. Ich habe vor Allem hervorgehoben, dass dem Centrosoma die Hauptrolle im Formenaufbau der Zelle zukommt, weil von ihm die Plasmastrahlungen des Zellleibes ausgehen. Aus Driesch's analytischer Theorie könnte man aber den Schluss ziehen, dass Driesch noch niemals etwas vom Centrosoma gehört oder gelesen habe. Er erwähnt es mit keinem Worte, sondern spricht nur vom Zellkern. Rechnet er das Centrosoma nun, wie Oscar Hertwig es thut, zum Kern, oder betrachtet er es als einen Bestandteil des Leibes der Zelle? In jedem Falle wäre es wünschenswert gewesen, dass er seine Analyse auch auf dieses für die Struktur der Zelle nicht ganz unwichtige Organ ausgedehnt hätte. Der Umstand, dass Driesch das Centrosoma ignoriert, lässt sich nur auf eine Weise deuten, denn die Annahme, dass Driesch nichts von ihm wissen wolle, weil er es nicht gebrauchen könne, ist ausgeschlossen. Ich möchte deshalb annehmen, dass Driesch bei der Analyse der ontogenetischen Vorgänge zu der Anschauung gekommen ist, dass dem Centrosoma keine Wichtigkeit für den Formenaufbau des Organismus beizumessen sei, und dass ihm das, was ich und Andere über die Bedeutung des Centrosomas gesagt haben, so wenig beachtenswert erschienen ist, dass er es übersehen zu dürfen glaubte. Dass ich mit dieser Annahme recht habe, ergibt sich für mich auch aus dem Widerspruche, in welchen mir Driesch in Bezug auf die Bedeutung des Zellkernes für die Vererbung mit sich selbst geraten zu sein scheint.

Driesch acceptiert die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas, und zwar eines Keimplasmas, das im Kern der Zelle enthalten ist. „Die Ansicht unserer Zeit“, sagt er, „neigt dahin, im Kern der Zelle ihren weitaus wesentlichsten Bestandteil zu erblicken“. „Welche Thatsachen sprechen nun dafür“, fragt er dann weiter, „dass der Kern der Zelle eine wesentliche formbildende Bedeutung habe“? „Es sind“, antwortet er, „folgende: 1) Die komplizierte morphologische Erscheinung der Karyokinese. 2) Die dominierende Rolle beim Befruchtungsvorgange; damit in Verbindung 3) die Thatsache der Vererbung vom Vater her, speziell die Bastardbildung. 4) Die Resultate der Regenerationsversuche an einzelligen Organismen (Gruber, Verworn).“

Hätte Driesch eine Analyse der bei obigen vier Punkten in Betracht kommenden Thatsachen versucht, so würde er vielleicht ge-

funden haben, dass der Kern, d. h. nach meiner Ansicht die Chromosomen, nicht die Rolle spielen können, die man ihnen zugeschrieben hat. Driesch wäre dann auch wohl dahin gekommen, zwischen Chromosomen und Centrosoma zu unterscheiden, und die Rollen zu erforschen, die dem Centrosoma einerseits, den Chromosomen anderseits zukommen; er hätte sich dann auch wohl darüber ausgesprochen, ob er das Centrosoma zum Kern oder zum Zellleib rechnet.

Keine der von Driesch angeführten vier Thatsachenkomplexe scheint mir dafür zu sprechen, dass das Stoffgemisch der Chromosomen eine wesentlich formbildende Bedeutung habe. Denn bei den morphologischen Erscheinungen der Karyokinese gibt das Centrosoma den Mittelpunkt ab, und die Resultate der Regenerationsversuche an einzelligen Organismen haben gezeigt, dass der Kern für sich nicht regenerationsfähig ist. Gerade Verworn, dessen Namen Driesch anführt, hat eingehend dargethan, dass dem Zellleib eine ebensogroße Bedeutung zukomme, wie dem Zellkern, dass dieser ohne jenen nicht existieren kann. Der morphogenetische Mittelpunkt des Zellleibes scheint mir aber das Centrosoma zu sein. Dass die Thatsache der Vererbung vom Vater her, speziell die Bastardbildung, gerade dafür spricht, dass der Zellleib Träger der Formenvererbung ist, würde Driesch wohl erkannt haben, wenn er sich einmal einen Bastard genauer angesehen hätte.

Speziell die Thatsache der Vererbung vom Vater her, insbesondere die Bastardbildung „zeigt uns“ sagt Driesch, „dass das Entwicklungsergebnis vom Kern abhängt.“ Ich muss gestehen, dass es mir nicht recht begreiflich ist, wie Driesch diesen Satz niederschreiben konnte. Er scheint mir damit das Gegenteil dessen zu sagen, was er seiner analytischen Theorie der organischen Entwicklung zu Grunde gelegt hat. Die Grundlage dieser Theorie scheint mir die Annahme eines formalen Baues des Leibes der Eizelle zu sein. Nur dadurch, dass dieser formale Bau des Eicells vorhanden ist, ist es nach Driesch möglich, dass die Kinder wieder dieselben spezifischen Eigenschaften haben wie die Eltern. Irre ich hierin nicht, so ist es merkwürdig, dass es Driesch möglich gewesen ist, den Satz niederschreiben, dass die Vererbung vom Vater her, speziell die Bastardbildung, uns zeige, dass das Entwicklungsergebnis vom Kern abhängt. Driesch nimmt doch wohl an, dass durch das Spermatozoon nur das Material des Kernes der väterlichen Keimzelle in die Eizelle übergeführt wird? Die vom Vater herstammenden Materialien der befruchteten Eizelle sind nach Driesch also lediglich Kernstoffe. Dass diese Ansicht diejenige ist, welche Driesch durch den zitierten Satz aussprechen will, scheint mir wenig zweifelhaft zu sein. Nun geht aber Driesch's Theorie, wenn ich sie recht verstanden habe, von der Voraussetzung aus, dass die Ent-

wicklung einer bestimmten Eigenschaft an einem bestimmten Orte nur deshalb möglich ist, weil der Leib der Eizelle einen bestimmten formalen Bau hat. Es ist, um ein Beispiel anzuführen, nur deshalb möglich, dass der Stieglitz (*Carduelis carduelis*) ein rotes Gesicht und eine gelbe Flügelbinde auf schwarzem Grunde, also an bestimmten Stellen stehende Färbungscharaktere bekommt, weil der Eicellus des Stieglitzes einen bestimmten formalen Bau hat. Wenn wir nun aber ein Stieglitzmännchen mit einem Kanarienvogelweibchen paaren, so erhalten wir Bastarde, die in vielen Fällen deutlich die Färbung und Zeichnung des Stieglitzes zeigen. Der Eicellus des Kanarienvogels muss doch aber wohl einen ganz andern Formenaufbau als der des Stieglitzes haben? Das dürfte aus der Verschiedenheit der Gefiederzeichnung beider Tierarten hervorgehen. Wenn also durch das Spermatozoon des Stieglitzmännchens, das die Eizelle des Kanarienvogels befruchtet, nichts weiter übertragen wird, als Kernmaterial, und zwar ein ungeordnetes Gemisch vieler Fermente, wie Driesch annimmt, von Fermenten also, unter denen in unserem Falle eins sein müsste, das die Rotfärbung des Stieglitzgesichtes bewirkt, so müsste der rote Farbstoff beim Bastard des Stieglitzes und Kanarienvogels in dem Falle, wo die Mutter dieses Bastards ein Kanarienvogel ist, entweder gar nicht oder wenigstens an einer anderen Körperstelle zum Vorschein kommen, als beim Stieglitz, denn die Verteilung der Stoffe, die durch die fermentative Wirkung des im Zellkern enthaltenen Stoffgemisches erzeugt werden, hängt nicht von dem Eikern ab, sondern ist in letzter Linie auf den ursprünglichen formalen Bau des Zelleibes der Eizelle zurückzuführen. Dass beim Stieglitzbastard, dessen Mutter ein Kanarienvogel ist, gleichwohl nicht selten das rote Stieglitzgesicht und die gelbe Flügelbinde auf schwarzem Grunde an einer bestimmten Stelle angedeutet ist, scheint mir unter den Voraussetzungen, von denen Driesch ausgeht, dafür zu sprechen, dass in der Bastardzelle, die durch das Eindringen eines Spermatozoons vom Stieglitz in eine unbefruchtete Eizelle des Kanarienvogels erzeugt worden ist, der wesentlichste Teil des Leibes einer Keimzelle des Stieglitzes mit dem Leibe einer Keimzelle des Kanarienvogels, und das Stoffgemisch eines Stieglitzzellkernes mit dem Stoffgemisch eines Kanarienvogelzellkernes verschmolzen ist. Driesch muss also, scheint mir, entweder die Ansicht unserer Zeit, die nach ihm dahin neigt, im Kern der Zelle ihren weitaus wesentlichsten Bestandteil zu erblicken, die Ansicht, dass der Kern der Zelle eine wesentlich formbildende Bedeutung habe, fallen lassen, und lediglich dem formalen Bau des Zelleibes Bedeutung für die Vererbung der Form zuschreiben, oder er muss die Grundannahme seiner Theorie preisgeben, wonach es durchaus notwendig ist, dem Leibe der Eizelle einen formalen Bau zuzusprechen. Etwas anderes ist wohl kaum möglich.

Auf welche Weise denkt sich nun Driesch das Zustandekommen dieses formalen Baues des Celleus der Eizelle? Ich glaube die Antwort muss lauten, dass Driesch sich darüber überhaupt keine Gedanken macht. Eine Analyse dieses Baues hat er unterlassen. Der Bau des Leibes der Eizelle kommt nach Driesch, kurz gesagt, durch den „Bildungstrieb“ zu Stande, und zwar durch einen unmittelbar teleologisch aufgefassten Bildungstrieb. Die Beschaffenheit des Leibesbaues der Eizelle ist in jedem einzelnen Falle so wie sie finden, weil sie so sein soll. Auf ein Verständnis der Formbildung verzichtet Driesch also von vornherein. Er hat es lediglich mit den chemischen und physikalischen Prozessen zu thun, durch welche ein geordneter Bau in einen andern geordneten Bau übergeführt wird, der Bau der Eizelle nämlich in den des fertigen Organismus.

Das Positive, was Driesch über den Bau des Celleus der Eizelle aussagt, deckt sich in ziemlich großer Ausdehnung mit meinen Anschauungen. „Ich unterscheide“, sagt er auf Seite 100 seiner Schrift, „zwischen Richtungsbau und Stoffbau des Eies. Den Richtungsbau hat man als bloße Polarität, meinerwegen im Bilde als elektrische Polarität der kleinsten Teile zu denken, der Stoffbau bezeichnet ganz wörtlich, dass das Ei aus verschiedenen typisch gelagerten Stoffen besteht“.

Auch ich habe im Leib der Eizelle nicht lediglich Plasma, sondern daneben auch andere Stoffe angenommen, und wenn ich auch nicht gerade das Wort „Stoffbau“ gebraucht habe, so habe ich doch beispielsweise der typischen Lage des Nahrungsdotters eine große Bedeutung zugeschrieben. Ebenso habe ich gesagt, dass die Anordnung der Gemmarien, aus denen nach meiner Theorie das eigentliche Plasma zusammengesetzt ist, durch Polarität zu Stande kommt. Weil sie Anziehungspole haben, ordnen sich die Gemmarien zu Strahlen um das Centrosoma herum an, und errichten so den typischen Bau der Eizelle. Der Unterschied zwischen Driesch und mir besteht nun darin, dass Driesch den typischen Bau des Eizellenleibes durch einen unmittelbar gegebenen Bildungstrieb zu Stande kommen lässt, während ich meinen Gemmarien eine bestimmte Form, die aus ihrer spezifischen Zusammensetzung aus Gemmen resultiert, zuschreibe. Diese Form der Gemmarien muss meiner Ansicht nach mit Notwendigkeit neben der Polarität zu dem spezifischen Eibau führen. Die Form und Polarität der Gemmarien ist es auch, die ein isoliertes Blastomer des Zwei- oder Vierzellenstadiums von *Amphioxus* befähigt, sich zu einer, wenn auch kleineren, so doch normalen Larve zu entwickeln. In isolierten Blastomeren findet, wie ich mich ausgedrückt habe, eine „Umordnung innerhalb der schon in ihren Grundformenverhältnissen bestimmten Zellen“ statt. Es „ordnen sich die Gemmarien wieder so, dass sie die Bildung eines normalen Tieres bewirken“. Obwohl nun Driesch auch diesen

Gedanken mit mir teilt, indem er sagt, das Blastomer ordne sich sofort nach der Isolierung in sich zum Ganzen, so schreibt er diese Ordnung dennoch unmittelbar der Wirkung eines nicht analysierten Bildungstriebes zu, und rechnet es mir als den Hauptfehler an, dass ich dem Plasma Struktur zuschreibe. Ich möchte es unerörtert lassen, ob Driesch's nicht analysierter Bildungstrieb meinen Gemmarien vorzuziehen ist oder nicht.

Driesch meint nun, dass ich, falls ich dem Plasma Struktur zuschreiben wolle, ihm auch typisch geordnete Entfaltungskräfte zuschreiben müsse, wodurch aus meiner Epigenesis trotz allem Widerstrebens Evolution würde. Ich glaube, ich habe in „Gestaltung und Vererbung“ nachgewiesen, dass z. B. die Form einer zweiseitig-symmetrischen Gastrula mit Notwendigkeit aus der Form einer ebenso symmetrischen Eizelle ohne die Annahme typisch geordneter Entfaltungskräfte herzuleiten ist, und wenn ich es unterlassen habe, die der Gastrula folgenden Stufen der Keimesentwicklung aus dem Bau der Eizelle abzuleiten, so liegt das lediglich an der Schwierigkeit dieser Ableitung, nicht aber an der prinzipiellen Unmöglichkeit.

Driesch macht der Gemmarienlehre vor Allem den Vorwurf verfrühter fiktiver Umschreibung. Da muss ich mir nun erlauben, zu fragen, was verfrühter ist, den Bau eines isolierten Blastomers auf bestimmt geformte Plasmaelemente, die sich gegenseitig anziehen, zurückzuführen, oder ihn durch einen nicht weiter analysierten Bildungstrieb zu Stande kommen zu lassen? Ich glaube nicht, dass man mir den Vorwurf machen kann, ich hätte mich mehr übereilt, als Driesch. Nach meiner Ansicht haben wir erst, wie ich in meiner Kritik von Driesch's Formenphilosophie auseinandergesetzt habe, bei den Uratomen der Materie, denen wir bestimmte, nicht weiter analysierbare Eigenschaften und eine bestimmte Anordnung im Weltall zuweisen, halt zu machen. Driesch hingegen macht bereits bei dem Bau der Eizelle halt.

Aus Driesch's Kritik meiner Theorie könnte ein Leser den Schluss ziehen, dass ich die Haeckel'schen Grundformen für etwas besonders Wesentliches halte. Ich habe aber nur betont, dass Haeckel's Grundformenlehre die Vorläuferin meiner Gemmarientheorie war, dass ich durch sie darauf gekommen bin, dem Ei und dem Plasma, aus dem es sich aufbaut, eine bestimmte Struktur zuzuschreiben. Die Grundform, d. h. die Symmetrieverhältnisse des Körpers sind lediglich eine Folge dieser Struktur, und diese Struktur ist allerdings das Wesentlichste der organischen Form. Ich weiß deshalb nicht, wie Driesch dazu kommt, zu schreiben, dass er bezüglich der Grundformen seine früher betonte Ansicht festhalten müsse, dass die Grundformen der Haeckel'schen Promorphologie etwas für das Wesen der organischen Formen recht gleichgiltiges seien. Nicht um die Grund-

formen der Haeckel'schen Promorphologie handelt es sich bei mir, sondern um die typische Zusammensetzung des Eies und seines Plasmas, durch welche die Grundform zu Stande kommt, und den Bau des Eies betrachtet doch auch Driesch wohl als etwas recht Wesentliches. Er lässt ihn, wie wir gesehen haben, auf teleologischem Wege zu Stande kommen, und meint, dass die teleologische Betrachtung das Wesen der organischen Formen besser enthüllt, als die kausal-analytische. Er kann deshalb nicht gut sagen, dass der Eibau etwas unwesentliches sei. Um die innere Struktur des Eies handelt es sich aber in meiner Gemmarienlehre, nicht um die geometrischen Figuren in Haeckel's „Genereller Morphologie“. Diesen Umstand hat Driesch übersehen; und wenn er ferner sagt, ich vergesse gänzlich, dass das Wachstum an bestimmte Orte verteilt sei, so scheint mir auch diese Beschuldigung nicht gerechtfertigt zu sein. Ich habe mich ja grade bemüht, an dem Beispiel der Ableitung der Gastrula zu zeigen, warum das Wachstum an bestimmte Orte verteilt ist. Dass es freilich an jedem Orte etwas typisch Neues sei, wie Driesch will, habe ich nicht vergessen, sondern bestreite ich. In meinem Buche habe ich es freilich nicht für nötig gehalten, auf Theorien, die das Wesen der Driesch'schen Teleologie an sich tragen, einzugehen. Ich bin zwar der Ansicht, dass man die ungleiche Verteilung der Materie im Weltall und die Eigenschaften der Uratome nur teleologisch beurteilen kann, falls man es nicht vorzieht, beides als gegeben hinzunehmen. Aber darüber hinaus hat die Teleologie für mich keine Bedeutung. Ich nehme eine solche, meinethwegen auf eine Intelligenz zurückzuführende, Beschaffenheit der Uratome an, und eine solche Verteilung der Materie im Weltall, dass der Küstenumriss Skandinaviens, der mich immer an einen Lemming erinnert hat, mit derselben Notwendigkeit zu Stande kommen musste, wie der Lemming, der Skandinavien bewohnt. Für mich ist deshalb die Form der Inseln, Wolken, Gebirge und Meere ebensowenig zufällig, wie die Form des Organismus, oder diese ebensowenig, wie jene, insofern als wir beide auf eine hinzunehmende Beschaffenheit der Uratome und eine ebenso hinzunehmende Anordnung dieser letzten Gebilde der Materie im Weltall zurückführen müssen. Und wenn ich das hinzunehmende Letzte teleologisch beurteilen soll, so muss ich sagen, dass die Wüste Sahara ebensowenig einem Zwecke entspricht wie die ihr angepassten Wüstenspringmäuse, die sie bewohnen. Eine Intelligenz, die Wüstentiere beabsichtigte, hat auch die Wüste beabsichtigt. Wenn Driesch nun, wie er mir anzudeuten scheint, in einem späteren Werke eine Intelligenz, welche die organischen Formen nach ihren Zwecken geschaffen hat, annehmen will, so wird er sich wohl die Frage vorzulegen haben, ob eine solche Intelligenz die Welt wohl aus ungeformten Material aufbauen, oder ob sie nicht vielmehr den Bausteinen, mit welchen sie

arbeitet, zunächst eine Form geben wird. Man kann zwar aus verschieden und regellos geformten Steinen eine Mauer aufführen, ein intelligenter Baumeister zieht aber, so viel ich weiß, in der Regel geformte Bausteine ungeformten vor. Geformte Bausteine sind aber meine Gemmarien und die Gemmen, aus denen diese zusammengesetzt sind. Die Gemmen meines Plasmas führe ich aber in letzter Linie zurück auf die für alle Materie gleichen geformten Uratome. Demnach kann ich mich eigentlich nicht gut eines so großen Fehlers schuldig bekennen, wie Driesch ihn mir vorwirft.

Im Uebrigen konstatiere ich gern meine Genugthuung darüber, dass Driesch gleich mir die Notwendigkeit erkannt hat, ein regulatives Prinzip für den Aufbau der Keimzelle anzunehmen. Der Annahme eines solchen Prinzips werden wir wohl schwerlich entgegen, denn es ist nicht recht einzusehen, auf welche Weise ein bunt durcheinander gewürfeltes Material von Keimchen, wie es etwa die Theorie der „intrazellularen Pangenesis“ von de Vries annimmt, dazu kommen sollte, den Organismus mit seinen geordneten Formenverhältnissen aufzubauen. Das wäre kaum glaublicher, als wenn Jemand behaupten wollte, der Kölner Dom wäre durch den Wind aus Sandkörnern zusammengeblasen. In vortrefflicher Weise hat Weismann dargethan, dass eine Anschauung, wie sie von de Vries aufgestellt ist, schlecht geeignet ist, zu einem Verständnis des geordneten Formenaufbaues des Organismus zu führen. Eben deswegen hat Weismann seine Theorie von den streng architektonisch aus verschiedenen Determinanten aufgebauten Iden ersonnen.

Wir haben nun gesehen, dass Weismann's Theorie wohl kaum haltbar ist, und wenn wir die Annahme des Driesch'schen unanalysierten Bildungstriebes gleichfalls verwerfen, so scheint mir nichts Anderes übrig zu bleiben, als die Annahme eines Keimes, in welchem ein bestimmter Stoff dafür sorgt, dass sich die Zellen, die sich aus diesem Keime entwickeln, in ganz bestimmter Weise anordnen. Einen solchen Keim nimmt meine Gemmarienlehre an. Der Regulator der ontogenetischen Entwicklung und der Regeneration ist nach ihr ein monotonen Plasma, d. h. ein Bildungstoff, der nur aus einer einzigen chemischen Verbindung besteht, deren Moleküle sich zu kleinen krystallartigen Körpern zusammenfügen, die sich ihrerseits zu Gebilden höherer Ordnung, die im Wesentlichen unter einander gleich sind, vereinigen. Diese letzteren Gebilde bauen, indem sie sich gemäß ihrer Form und der dadurch bedingten Verteilung ihrer Anziehungspole um einen Punkt ordnen, das Centrosoma der Zelle auf, und indem dieses ordnend auf den Leib der Zelle einwirkt, erhält auch der letztere einen bestimmten Bau, wobei der von ihm umschlossene Kern, und die Stoffe, die sich neben dem Plasma im Zellleib befinden, passiv der Anordnung der Plasmastrahlen, die vom Centrosoma ausgehen, folgen,

Wenn nun allein eine Entwicklungstheorie, die im Wesentlichen mit der hier kurz skizzierten Gemmarienlehre übereinstimmt, richtig ist, so bleiben für die phylogenetische Umbildung der Organismenformen zunächst nur zwei Annahmen möglich. Entweder variiert die Form der Gemmarien, und zwar in Folge von Verschiebungen der sie zusammensetzenden Gemmen, „spontan“, oder die Gemmarien in den Keimzellen, die innerhalb eines Organismus in Bildung begriffen sind, erleiden eine Verschiebung der sie zusammensetzenden Gemmen in Folge von Einflüssen, die den Organismus von Außen treffen und ihn verändern. Es ist also einmal die Frage zu prüfen, ob bei den Annahmen, von denen meine Theorie ausgeht, eine phylogenetische Umbildung der Organismen in der Weise, wie die Darwinisten sie sich denken, erfolgt ist, oder ob die Umbildung der Formen nicht vielmehr auf eine Vererbung erworbener Eigenschaften zurückzuführen ist.

Ich habe bereits in dem Aufsätze über „Die Vererbung erworbener Eigenschaften“ gezeigt, dass der Darwinismus sich nicht mit meiner Theorie der ontogenetischen Entwicklung — und diese scheint mir, sofern ihr Wesen in Betracht kommt, die allein mögliche zu sein — verträgt, und bitte meine Leser, die betreffenden Ausführungen zu vergleichen. Wenn aber allein eine epigenetische Vererbungstheorie, die das regulative Prinzip der Ontogenese in ein monotones Plasma verlegt, möglich ist, und wenn sich mit einer solchen Theorie der Darwinismus nicht vereinigen lässt, dann bleibt, so sagte ich in dem zitierten Aufsätze, nichts Anderes übrig, als eine Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmen, um durch sie die Anpassungen in der Organisation der Tiere und Pflanzen zu erklären. Die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften geht aber, ich darf wohl sagen, der großen Mehrzahl der heutigen Biologen recht sehr wider den Mann, und es ist die Mühe wert, die Motive der Opposition gegen die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu untersuchen.

Bei Weismann und seinen Anhängern scheint mir die Gegnerschaft psychologisch nicht schwer zu erklären zu sein. Sie können sich, wenn ich die Herren recht verstehe, die Uebertragung von Eigenschaften, die der Körper erworben hat, auf die in diesem Körper erzeugten Keimzellen nicht vorstellen. Diesem Umstande dürfte die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas in der Form, die Weismann ihr gegeben hat, ihre ausgedehnte Anhängerschaft verdanken. Als erblich werden nur diejenigen Eigenschaften bezeichnet, die in den Keimen entstehen und in Folge der genetischen Kontinuität der in einem Organismus erzeugten Keime, mit dem Keime, aus welchem dieser Organismus selbst entstanden ist, auf die Individuen der nächsten Generation übertragen werden. Wenn ich aber Recht damit habe, dass Weismann und seine Anhänger sich die Uebertragung erworbener

Eigenschaften auf die Keime nicht vorstellen können, so scheint mir daraus noch keineswegs zu folgen, dass eine solche Uebertragung überhaupt nicht erklärbar ist; ich glaube auch gezeigt zu haben, dass wir sie uns sehr wohl vorstellen können. Ich habe sogar die Behauptung gemacht, dass sich erworbene Eigenschaften vererben müssen. Es fällt also für mich wenigstens die Nötigung fort, an der Opposition gegen die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festzuhalten, sofern diese Nötigung durch den Mangel einer Theorie, welche die Vererbung erworbener Eigenschaften anschaulich macht, gegeben war.

Ein anderer Grund, die Vererbung erworbener Eigenschaften zu bestreiten, soll dadurch gegeben sein, dass eine solche Vererbung nicht bewiesen sei. Ich gebe gern zu, dass ein direkter Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht erbracht worden, und ich bezweifle auch, dass er überhaupt möglich ist. Aber indirekt lässt es sich, wie ich glaube, sehr leicht beweisen, dass die Umbildung der Organismenwelt nur auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften zu Stande gekommen sein kann. Wenn die Organismen nicht unmittelbare Verkörperungen der Schöpfungsgedanken Gottes darstellen, wenn sie also nicht ohne weiteres teleologisch zu beurteilen sind, und wenn der Darwinismus falsch ist, dann haben wir, scheint mir, in der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften die einzige Möglichkeit, die Anpassungen und Umbildungen der Organismen zu erklären. Ich behaupte aber, dass der Darwinismus in der That falsch ist, dass zahlreiche Biologen, unter denen auch ich mich befinde, seine Unhaltbarkeit dargehan haben, und unsere Beweise dürften zu Recht bestehen, so lange sie nicht widerlegt worden sind. Eine jede Untersuchung über die Vererbung muss nach meiner Ansicht aber mit einer Prüfung der phylogenetischen Theorien beginnen und bei derjenigen Theorie, welche die größte Anhängerschaft aufweist, nämlich beim Darwinismus, anfangen. Es muss untersucht werden, ob die Theorie Darwin's möglich ist, oder ob sie einem geläuterten Lamarckismus Platz zu machen hat. Ehe man hierüber eingehende Untersuchungen angestellt hat, scheint es mir nicht ratsam, Vererbungstheorien aufzustellen. Denn von der Entscheidung über die Zulässigkeit des Darwinismus hängt es ab, ob der Lamarckismus und damit die Vererbung erworbener Eigenschaften anerkannt wird. Geschieht aber das Letztere, so muss die Theorie der Vererbung auch darthun, auf welche Weise die Uebertragung erworbener Eigenschaften auf den Keim möglich ist. Weismann hat es aber gerade umgekehrt gemacht, als ich es hier verlange. Wer seine Arbeiten im Zusammenhange verfolgt hat, wird wohl gefunden haben, dass er nur deshalb ein so orthodoxer Darwinist ist, weil er die Vererbung erworbener Eigenschaften nicht erklären kann. Er folgert, unbewusst, wie ich gern zugeben will, die „Allmacht der Naturzüchtung“ aus seiner Keimplasmalehre, anstatt mit

einer Untersuchung über die Zulänglichkeit des Darwinismus zu beginnen und davon die Theorie der Vererbung abhängig sein zu lassen. Eine solche Forschungsmaxime möchte ich nicht weiter empfehlen. Wir müssen zuerst die Thatsachen festzustellen suchen, ehe wir Theorien zu ihrer Verknüpfung aufstellen. Nun können wir in unserem Falle die Thatsachen leider nicht direkt beobachten, sondern wir müssen sie erschließen. Wir müssen festzustellen suchen, ob die Thatsache der Auslese in der Form, wie sie der Darwinismus behauptet, überhaupt möglich ist. Bei einer solchen Untersuchung ergibt sich nun, dass eine Naturauslese, welche geringe individuelle Unterschiede betrifft, allerdings möglich, aber unwahrscheinlich ist; dass aber, auch wenn sie stattfindet, fortwährend eine Ausgleichung der Unterschiede, wenigstens bei den sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismen, stattfinden muss, weil die ausgewählten Individuen nicht absolut gleich sein können, sondern das Eine auf Grund dieser, das Andere auf Grund jener Kombination vorzüglicher Eigenschaften überlebt. Wenn aber die geschlechtliche Fortpflanzung fortwährend eine Nivellierung herbeiführt, was sie wegen der Ungleichheit der ausgewählten Individuen thun muss, dann kann wohl kaum eine Fortzüchtung der einzelnen Charaktere in bestimmter Richtung stattfinden. Dann ist also die Darwin'sche Lehre hinfällig. Der Darwinismus ist nur dann möglich, wenn man annimmt, dass die ausgewählten Individuen unter einander vollständig gleich sind. Eine solche Annahme steht aber mit den Thatsachen in Widerspruch.

Die Möglichkeit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften folgt schon ohne Weiteres aus der Unmöglichkeit, den Nachweis zu führen, dass erworbene Eigenschaften sich nicht vererben. Ein Beispiel möge dieses erläutern: Der Fuß des afrikanischen Straußes hat bekanntlich nur zwei Zehen. Wir müssen aber annehmen, dass der Strauß von Vögeln abstammt, die gleich den meisten heute noch lebenden Vertretern der Klasse einen Fuß mit drei nach vorn gerichteten Zehen und einer Hinterzehe hatten. Im Laufe der Umbildung dieser Vögel zu den afrikanischen Straußen ist die Hinterzehe sowohl als auch die innere Vorderzehe verloren gegangen. Die äußere Vorderzehe hat gleichfalls eine Verkümmernng erlitten und ihren Nagel verloren. Dagegen ist die mittlere Vorderzehe außerordentlich stark entwickelt. Ich nehme nun an, dass diese starke Ausbildung der mittleren Vorderzehe, die Verkümmernng der Außenzehe und der Schwund der Innen- und der der Hinterzehe auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften zu Stande gekommen ist. Ist das der Fall, so muss sich die vorwiegend gebrauchte Mittelzehe auch gegenwärtig noch fortwährend vergrößern, während die Außenzehe auch jetzt noch in fortgesetzter Verkümmernng begriffen sein muss. Der Schritt vorwärts, den die Mittelzehe von einer Generation auf die

nächste macht, dürfte aber wohl ebenso unmessbar klein sein wie der degenerative Schritt, den die Außenzehe macht. Was in einer Generation erworben wird und verloren geht, kann man nicht gut anders als minimal bezeichnen; es scheint mir jeder Messung zu spotten. Die Umbildung der Arten auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften kann eben, wie die Thatsachen zeigen, nur eine langsame sein, so dass Fortschritte und Verkümmierungen, welche die Organe auf diesem Wege gemacht haben, erst nach Tausenden, vielleicht erst nach Millionen von Jahren erkennbar sind, und die Umbildung der Arten durch Vererbung erworbener Eigenschaften erfolgt bei allen Individuen der Art gleichzeitig. Wo eine Art von Steppen- oder Wüstenvögeln in der Umbildung zu einer Laufvogelart begriffen ist, erfolgt diese Umbildung wegen der Gleichheit der Lebensbedingungen, die die Wüste oder Steppe allen Individuen der Art bietet, gleichzeitig bei allen ihren Angehörigen, und wo eine Inselvogelart, deren Angehörige es wegen des Fehlens von Feinden nicht nötig haben, viel zu fliegen, sich zu einer Art flugunfähiger Vögel ausbildet, erleiden alle Mitglieder der Art gleichzeitig eine Verkümmierung ihrer Flügel. Aber in beiden Fällen können die Umbildungen nicht mit Riesenschritten vor sich gehen. Das ist eine Schlussfolgerung, zu der die Thatsachen mich wenigstens zwingen. Wir sind nicht im Stande, irgend welche Unterschiede zwischen den Individuen einer Generation und denen der nächstfolgenden Generation nachzuweisen. Wer eine Umbildung der Arten auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt, gibt dadurch angesichts dieser Thatsache gleichzeitig zu, dass der Schritt den ein Organ bei dieser Art phylogenetischer Umbildung von einer Generation auf die andere machen kann, unmessbar klein ist. Die Natur lehrt uns eben, dass diese Schritte so minimal sein müssen, dass sie sich einer Wahrnehmung entziehen. Aus dieser Lage der Dinge mag man ermessen, welche Berechtigung die fortwährenden Forderungen von Beweisen für die Vererbung erworbener Eigenschaften haben, und was das für eine Art von Logik ist, die die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften verwirft, weil diese Vererbung nicht „bewiesen“ sei.

Gleichzeitig zeigt es sich hier, dass die Frage nach der Vererbung individueller Eigenschaften mit der nach der phylogenetischen Umbildung der Arten durch die Vererbung von Eigenschaften die gleichzeitig von sämtlichen Individuen der Art erworben werden, nicht verquickt werden darf. Noch weniger aber als die Frage nach der Vererbung individueller Eigenschaften kommt für die Phylogenie die nach der Vererbung von Krankheiten in Betracht, die man gleichfalls gern mit der Lehre von der Umbildung der Arten zusammenwirft. Wie wenig die Entstehung erblicher Krankheiten den

Phylogenetiker angeht, hoffe ich durch folgende Betrachtungen zu zeigen.

Der gesunde Organismus bildet ein Gleichgewichtssystem, das durch Krankheiten gestört werden kann. Krankheiten haben Lockerungen des körperlichen Gleichgewichtes, Anarchie der einzelnen Organe und Zellen, wenn man will, zur Folge. Eine genaue Vererbung von Umbildungen, die der Körper in Folge einer Krankheit erfahren hat, ist deshalb schwerlich möglich. Das Gefüge des Körpers ist durch die Krankheit gelockert. Gleich allen andern Zellen dieses Körpers gehen deshalb auch die sich in ihm entwickelnden Keimzellen ihre eigenen Wege. Auch bei ihnen ist die Festigkeit des Gefüges beeinträchtigt, und deshalb ist es nicht zu verwundern, wenn sich beispielsweise Geisteskrankheiten, die ja in hohem Grade erblich sind, nicht in der Weise vererben, dass das Kind wieder dasselbe Krankheitsbild bietet wie der Elter, sondern dass sich die Geisteskrankheiten durch einen reichen Polymorphismus auszeichnen. Es ist deshalb wohl nicht richtig, aus der Nichtvererbung einer bestimmten Form einer Krankheit Schlüsse auf die Vererbung erworbener Eigenschaften, wie sie für die phylogenetische Umbildung der Arten in Betracht kommen, zu ziehen. Falsch scheint es mir freilich auch zu sein, die Entstehung erblicher Krankheiten, z. B. der Geisteskrankheiten, in die Keimzellen zu verlegen. Denn gesunde Individuen erzeugen auch gesunde Keime. Es gehört zum Begriff eines gesunden Individuums, dass es gesunde Keime erzeugt. Wie sollten in einem gesunden Organismus entstandene Keimzellen überhaupt zu einer Schädigung kommen, solange dieser Organismus gesund bleibt? Die Keimzelle liegt wohlgeborgen in der Keimdrüse; auf welche Weise also sollen schädigende Einflüsse sie erreichen? Irgend welche Einflüsse, die den Gesamtorganismus treffen und diesen nicht schädigen, können deshalb auch der Keimzelle nichts anhaben. Erleidet diese krankhafte Veränderungen, so kann das nur geschehen, weil auch der Organismus, der sie birgt, krankhafte Veränderungen erfahren hat. Die Entstehung erblicher Krankheiten ist also in letzter Linie immer auf Schädigungen, die ein Keimzellen produzierender Organismus erleidet, zurückzuführen.

Aber freilich durchaus so, wie es wünschenswert wäre, sind wohl die Schicksale keines einzigen Individuums irgend einer Organismenart. Jedes Individuum einer solchen erleidet Lebensschicksale, die von denen aller andern Organismen verschieden sind und wohl in keinem Falle eine ununterbrochene Reihe günstiger Beeinflussungen darstellen. Aber von pathologischen Beeinflussungen aller Individuen braucht deshalb noch keineswegs die Rede zu sein. Von solchen können wir erst dann sprechen, wenn das Gefüge eines Individuums derartig gelockert ist, dass nunmehr keine genaue Vererbung seiner Eigenschaften mehr stattfindet, und dass wegen der Anarchie, die auch

unter den Keimzellen eingerissen ist, die von diesem Individuum erzeugten Keimzellen sich in beträchtlichem Grade von einander unterscheiden.

Weil nun jedes Individuum einer Art andere Schicksale erleidet als alle übrigen Individuen derselben Art, und weil, solange es sich um ein gesundes Individuum handelt, die von diesem Individuum erzeugten Keimzellen alle in gleicher Weise vom elterlichen Organismus beeinflusst und deshalb einander gleich werden müssen, ist bei den meisten Organismen die geschlechtliche Fortpflanzung zu einer Notwendigkeit geworden. Sie dient dazu, die individuellen Unterschiede wieder möglichst auszugleichen. Wenn man dagegen keine Vererbung erworbener Eigenschaften annimmt, wenn man die von einem Individuum erzeugten Keimzellen nicht alle in gleicher Weise von dem Organismus dieses Individuums beeinflusst sein lässt, sondern, wie es Weismann thut, jedem gestattet, seine eigenen Wege zu gehen, dann ist das Vorhandensein der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht zu begreifen. Die geschlechtliche Fortpflanzung lässt sich nur als eine Einrichtung verstehen, die eine hochgradige Aehnlichkeit aller Individuen einer Art bewirkt. Wenn hingegen jede einzelne der von einem Organismus erzeugten Keimzellen befähigt ist, ihre eigenen Wege zu gehen, d. h. sich erheblich von allen übrigen Keimzellen unterscheidet, sieht man nicht ein, was geschlechtliche Fortpflanzung für einen Zweck haben sollte. Denn die geschlechtliche Fortpflanzung bringt es vor allen Dingen mit sich, dass die Keimzellen des einen Individuums sich mit denen eines anderen Individuums vereinigen. Sie verhindert in der freien Natur in den meisten Fällen den Inzest, bewirkt es also, dass sich Keimzellen mit einander vereinigen, deren Erzeuger verschiedene Lebensschicksale gehabt und deshalb verschiedene Keimzellen erzeugt haben. Man kann deshalb, wenn man sich einer teleologischen Redeweise bedienen will, sagen, die geschlechtliche Fortpflanzung habe den Zweck verschiedene Keimzellen zusammenzubringen. Die Vereinigung der Keimzellen verschiedener Individuen kann aber nur dann bezweckt sein, wenn die von einem und demselben Individuum erzeugten Keimzellen unter einander gleich sind, und wenn Vererbung erworbener Eigenschaften besteht, in Folge deren sich die Lebensschicksale, die ein Individuum erlitten hat, durch eine bestimmte Beeinflussung der Keimzellen bemerkbar machen. Wenn dagegen keine Vererbung erworbener Eigenschaften besteht, und wenn die Abhängigkeit der Keimzellen von dem sie erzeugenden Organismus nicht so beschaffen ist, dass sie einander alle gleich sein müssen, wenn sie also alle von einander verschieden sind, dann war eine Einrichtung, die in so hohem Grade, wie es die geschlechtliche Fortpflanzung thut, den Inzest verhindert, nicht nötig. Dann brauchte beispielsweise nicht dafür gesorgt zu sein, dass eine Pflanze sich in

denn dann wären ja die Pollenkörner ohnehin schon hinreichend von den Eizellen des betreffenden Pflanzenindividuums verschieden gewesen. Es war dann überhaupt keine geschlechtliche Fortpflanzung nötig. Denn wenn erworbene Eigenschaften sich nicht vererben und demgemäß jede Keimzelle ihre eigenen Wege geht, kann es der Natur nie an einer genügenden Anzahl verschiedener Individuen, unter denen sie zu wählen hat, fehlen. Dass übrigens Weismann's Amphimixislehre logisch falsch ist, werde ich eingehend in einem andern Beiträge zu dieser Zeitschrift („Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht“) nachweisen. Das Bestehen der geschlechtlichen Fortpflanzung spricht also laut für die Richtigkeit der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften: Weil die Keimzellen eines Individuums von dem Organismus dieses Individuums in ganz bestimmter Weise beeinflusst und deshalb einander gleich werden, weil aber ferner die Lebensschicksale eines Individuums in keinem einzigen Falle genau so sind, wie sie sein sollten, ist die geschlechtliche Fortpflanzung zu einer so weit verbreiteten Einrichtung in der Organismenwelt geworden, denn sie bewirkt es, dass Keimzellen, die von verschiedenen Individuen stammen und wegen der Ungleichheit der Lebensschicksale dieser Individuen verschieden sein müssen, sich vereinigen, um ein neues Individuum zu bilden, und diese Vereinigung kann nur, um mich wiederum teleologisch auszudrücken, den Zweck haben, die Abweichungen von der Norm, welche die Keimzellen eines jeden Individuums erlitten haben, zu beseitigen, und zwar dadurch, dass aus verschiedenen Keimzellen stammende Plasmaclemente auf einander einwirken und hierbei ihre Verschiedenheiten ausgleichen. Wie ich mir diese Ausgleiche vorstelle, zeige ich in dem zitierten Aufsatze.

Im Lichte der vorhergehenden Betrachtungen gewinnt die Frage nach der Vererbung individueller Eigenschaften ein ganz anderes Aussehen, als sie es in der Regel hat. Es handelt sich bei der Umbildung der Arten durchaus nicht darum, dass eine Vererbung individueller Eigentümlichkeiten zu Stande kommt, sondern vielmehr darum, dass eine solche Vererbung verhindert wird. Eben deswegen sind Untersuchungen über die Vererbung individueller Eigentümlichkeiten von hoher Wichtigkeit für die Theorie der Vererbung und Formenbildung, und ich werde mich demnächst in einer größeren Publikation an der Hand meiner Vererbungsexperimente eingehend mit ihnen beschäftigen. Hier wollte ich nur zeigen, dass sie bei der Frage nach der phylogenetischen Umbildung der Arten in einem ganz andern Sinne in Betracht kommen, als man es gewöhnlich annimmt.

Im Anschluss an das Vorhergehende habe ich hier noch kurz einen Einwand, der hier möglicherweise gemacht werden könnte, zu

entkräften. Geringe Ungleichheiten zweier sich mit einander vereiniger Keimzellen gleichen sich aus und hierdurch wird die Norm wieder hergestellt. Bei Inzestsucht dagegen gelangen Keimzellen zur Vereinigung, die einander gleich oder wenigstens annähernd gleich sind. Wenn wir Bruder und Schwester, die ja beide dasselbe Elternpaar haben, und wegen des Umstandes, dass sowohl die vom Vater erzeugten Spermatozoen, als auch die von der Mutter erzeugten Eizellen unter einander gleich sind, wiederum Keimzellen erzeugen müssen, die einander gleichen, so bringen wir gleiche Keimzellen zur Verschmelzung mit einander, vorausgesetzt, dass bei der Erzeugung des betreffenden Geschwisterpaares eine vollständige Ausgleicheung der väterlichen und mütterlichen Eigentümlichkeiten stattgefunden hat. Aus der Inzestzucht müssten deshalb, so kann es scheinen, lauter gleiche Individuen hervorgehen. Wir finden nun aber im Gegenteil, dass gerade auf dem Wege fortgesetzten Inzestes erzeugte Tiere in hochgradiger Weise variieren. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass fortgesetzte Inzestzucht die Variabilität erhöht. Das ist aber auch ganz natürlich und stimmt durchaus mit unsern Anschauungen über die Wirkung der Vereinigung nicht mit einander verwandter, also ungleicher Keimzellen, deren Folge eine Verminderung der Variabilität ist. Vereinigung ungleicher Keimzellen und geschlechtliche Fortpflanzung, die eine solche Vereinigung in hohem Grade begünstigt, sind ja, wie wir annehmen, bei den wild lebenden Tieren und Pflanzen gerade deshalb notwendig, weil alle Individuen einer Art Keimzellen produzieren, die in geringem Grade von der Norm abweichen, und zwar dadurch, dass sie, wie ich in dem zitierten Aufsätze näher ausführe, in ihrem Gefüge etwas gelockert sind. Wenn wir nun verschiedene Keimzellen mit einander vereinigen, wird das Gefüge wieder gefestigt; wo sich aber, wie bei der Inzestzucht, gleiche Keimzellen mit einander vereinigen, kann natürlich keine Festigung des Gefüges eintreten. Die aus einer Vereinigung gleicher Keimzellen hervorgegangenen Individuen haben deshalb ein weniger festes Gefüge und können aus diesem Grunde schädigenden Einflüssen der Außenwelt in viel geringerem Grade widerstehen, als Individuen, die aus einer Vereinigung ungleicher Keimzellen hervorgegangen sind. Ihr Gefüge und damit das der von ihnen erzeugten Keimzellen muss deshalb eine noch stärkere Lockerung erfahren. Ist das aber der Fall, so müssen die Individuen, die aus diesen Keimzellen hervorgehen, in ungleich höherem Grade auf verschiedenartige Einflüsse der Außenwelt reagieren, als die festgefügteten, aus einer Vereinigung verschiedener Keimzellen hervorgegangenen Individuen. Und weil für jedes Individuum der Einfluss der Außenwelt verschieden ist, müssen locker gefügte Individuen in beträchtlicherem Grade von einander abweichen als fest gefügte. Der Umstand, dass aus fortgesetzter Inzestzucht hervorgegangene Indivi-

duen in hochgradiger Weise variieren, steht also durchaus im Einklang mit unsern Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung.

Man könnte nun freilich einwenden, dass bei fortgesetzter Inzestzucht wieder eine Ausglei chung der Verschiedenheiten eintreten müsste, denn es würden dabei ja verschiedene Keimzellen wieder mit einander zur Verschmelzung gelangen. Allein es ist hier zu bedenken, dass die Schädigungen, welche bei Individuen, die dem Inzeste ihre Entstehung verdanken, eintreten, wahrscheinlich so hochgradig sind, dass eine Vereinigung verschiedener Keimzellen nicht viel mehr nützt. Im Uebrigen liegen die Verhältnisse bei der Inzestzucht keineswegs so einfach, wie man gewöhnlich annimmt. Ich kann darauf aber an dieser Stelle nicht näher eingehen und verweise deshalb wiederholt auf den zitierten Aufsatz.

(Schluss folgt.)

M. Mendelsohn, Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen.

Aus dem physiol. Institut der Universität Jena. — Archiv f. die gesamte Physiologie, Bd. 60, S. 1.

Während schon seit geraumer Zeit ziemlich genau die Grenzen der Temperatur festgestellt sind, innerhalb welcher Leben und Bewegung des Protoplasmas möglich ist, hat man der Frage, inwieweit die Richtung der Bewegung durch Temperaturdifferenzen beeinflusst wird, bisher nur wenig Beachtung geschenkt. Verf. machte es sich zur Aufgabe, diesen Thermotropismus zunächst an einzelligen Organismen zu studieren. Da es hierbei darauf ankam, dass bestimmte Temperaturdifferenzen auf die Versuchsobjekte einwirkten, so brauchte Verf. einen Apparat, an welchem er gewisse Punkte gleichzeitig auf verschiedene Temperaturen von bestimmter Höhe einstellen konnte. Dieser Apparat war folgendermaßen konstruiert: Eine 10 bzw. 20 cm lange Wanne, in welcher sich eine große Menge Infusorien enthaltendes Wasser befand, stand auf einer Messingplatte, in einer Vertiefung derselben eingelassen. Unter derselben, und zwar am Anfang, Ende und der Mitte der Wanne, waren querverlaufende Röhren angebracht, durch welche Wasser von bestimmter, konstanter Temperatur geleitet wurde. Das über diesen Röhren befindliche Wasser in der Wanne nahm nach einiger Zeit annähernd dieselbe Temperatur an. Außerdem wurde die Temperatur derselben noch durch eingesetzte, genau gearbeitete Thermometer kontrolliert. — Als Versuchsobjekt benutzte Verf. das *Paramecium Aurelia*, bei einigen Versuchen auch *Euglena viridis*.

Die Versuche liefen also ungefähr folgendermaßen: Die Wanne wurde mit reichlich *Paramecien*-haltendem Wasser beschickt und in die Vertiefung der Messingplatte eingesetzt. Als dann wurde an der einen Seite mit der Heizung oder Abkühlung begonnen. Man sah nun deutlich, wie vom Beginn der Erwärmung oder der Abkühlung der Platte resp. des Wanneninhaltes die *Paramecien*, die vorher gleichmäßig in dem Wasser verteilt waren und anscheinend directionslos sich durch einander bewegten, sämtlich sich in einer und derselben Richtung fortbewegten und bald an gewissen Stellen ein immer dichteres und

dichteres Gewimmel bildeten. — Um sicher zu sein, dass es sich hierbei auch wirklich um reine Wärmewirkung handele, wurde darauf geachtet, dass andere Faktoren, die event. mit in Betracht kämen, ausgeschlossen wurden. Es wurde helle, direkte Sonnenbeleuchtung vermieden. Der Apparat stand stets genau horizontal und parallel dem Fenster, um eine event. einseitige Wirkung der Schwere und des Lichtes auszuschalten. Außerdem war für möglichste Ruhe während des Versuches gesorgt.

Die Versuche ergaben nun folgendes: Waren in der Wanne am rechten Ende 38° C, am linken 26° C, so sammelten sich die *Parameccien* sämtlich am linken Ende an; wurden jetzt plötzlich die Verhältnisse gewechselt und das linke Ende auf 38°, das rechte auf 26° eingestellt, so eilten die *Parameccien* „wie auf Kommando“ als dichter Schwarm nach dem rechten Ende der Wanne. Es begaben sich also die *Parameccien* von den Orten höherer Temperatur nach den Orten niedrigerer Temperatur, waren also negativ thermotropisch. Doch gilt dies nur für bestimmte Temperaturen. War z. B. das linke Ende der Wanne auf 10° C, das rechte auf 25° C eingestellt, so sammelten sich die *Parameccien* auf dem rechten Ende an, erschienen also jetzt positiv thermotropisch. Es zeigte sich nun durch weitere Versuche, dass es für die *Parameccien* ein Temperatur-Optimum (zwischen 24 und 28° C) gäbe, dem sie immer zustreben, wenn sie extremen Temperaturen ausgesetzt sind. Es rufen also die Temperaturen unter 24° C anscheinend positiven, die Temperaturen über 28° C anscheinend negativen Thermotropismus hervor.

Des Weiteren stellte Verf. fest, dass sich die Lage dieses Temperatur-Optimums, wenn man die *Parameccien* vorher längere Zeit bei erhöhter Temperatur (36–38°) gehalten hat, durch Anpassung verändern kann. Es stellt sich dann auf 30–32° C ein.

Ferner konstatierte Verf. die Größe der Temperaturdifferenz, welche zwischen zwei Punkten von bestimmter Entfernung herrschen muss, um noch thermotropische Erscheinungen hervorzurufen. Er fand, dass die notwendige Differenz an den beiden Enden einer 10 cm langen Wanne mindestens 3° C betragen musste; das wäre auf die Entfernung der beiden Körperpole eines *Parameccium*s berechnet — die Länge des Tieres zu 0,025 mm gesetzt — eine Temperaturdifferenz von ca. 0,01° C ergeben.

Um zu beweisen, dass die beschriebenen Erscheinungen wirklich als Thermotropismus aufzufassen seien, stellte Verf. dieselben Versuche an mit Wasser, in welchem sich nur vorher abgetötete *Parameccien* befanden. In diesem Falle und ebenso, wenn er statt mit diesen Organismen das Wasser der Wanne mit den mikroskopischen, weißen Kalkkryställchen beschickte, die sich in den Kalkäckchen der Frösche finden und so leicht sind, dass sie sogar sehr schön die Brown'sche Molekularbewegung zeigen, traten keinerlei derartige Ansammlungen in Erscheinung.

H. Kionka (Breslau).

R. Winternitz, Ueber Allgemeinwirkungen örtlich reizender Stoffe.

Aus dem pharmakolog. Institut der deutschen Universität in Prag. — Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie, Bd. 35, S. 77.

Schon durch Buchner war es bekannt, dass gewisse Stoffe, namentlich Bakterienproteine bei subkutaner Applikation außer ört-

licher Reizung auch noch Allgemeinerscheinungen in dem tierischen Organismus, besonders Leukocytose, zu erzeugen im stande sind. Verf. stellte daher an einer großen Anzahl von Stoffen Untersuchungen über ihre örtliche, sowie ihre allgemeine Wirksamkeit an.

Die Stoffe, bezw. ihre Lösungen, wurden stets unter strengster Asepsis subkutan injiziert. Als Versuchstiere dienten Hunde. Außer auf die lokalen Erscheinungen wurden bei den Tieren noch auf das Verhalten der Körpertemperatur, sowie auf eine event. Vermehrung — oder Verminderung — der Leukocyten im Blute geachtet. Zu diesem Zwecke wurden stets am Tage des Versuches an den Tieren vor der Injektion zwei durch mehrere Stunden getrennte Zählungen der weißen bezw. roten Blutkörperchen vorgenommen, um so bei jedem Tiere die Menge der Leukocyten im Normalzustande kennen zu lernen. Ebenso wurden bei jedem Tiere, bevor mit dem Versuche begonnen wurde, die Temperaturverhältnisse durch mehrere Messungen festgestellt. — Von den lokalen Erscheinungen unterscheidet Verf. 3 Grade: 1) Schwellung der Haut und des Unterhautzellgewebes infolge seröser Infiltrationen, 2) Verätzungen und 3) Abscedierungen.

Zur Untersuchung kamen verschiedene Gruppen von Körpern:

- 1) Neutralsalze: Kochsalz, salpetersaures, schwefelsaures und milchsaures Natron in wässrigen Lösungen. — Dieselben erzeugten nur ganz unbedeutende, entzündlich ödematöse Schwellungen an der Applikationsstelle, die mit der Stärke der Lösungen zunehmen, keine Temperaturerhöhung und eine Leukocytenvermehrung bis etwa 70%. —
- 2) Alkalien und Säuren: Natronlauge, Salpeter- und Milchsäure. — Diese, konzentriert angewandt, bewirkten schon in kleinen Dosen örtliche Nekrose und im Umkreise eine geringe Entzündung, ebenfalls fast nie Temperatursteigerung und eine Leukocytose von rund 40%. —
- 3) Salze von Schwermetallen: Silbernitrat und Kupfersulfat. — Ersteres erzeugt in 1proz. Lösung große, eine zentrale nekrotische Partie umgebende, entzündliche, event. eiterig werdende Infiltrate und eine Leukocytose von 100% und darüber; in viel stärkerer Konzentration (50%) steigert es die Körpertemperatur durch 2 bis 3 Tage um 1° C und vermehrt die Menge der Leukocyten bis 300%. — Kupfersulfat wirkt ähnlich. —
- 4) Hautreizmittel: Senföl, Thiosinamin, Cardol, Crotonöl, Pinen, Terpentinöl, Anethol, Menthol, Cymol, Kampher. — Diese Körper wirkten sehr verschieden. Oertliche Nekrose und seröse bezw. eiterige Entzündung erzeugten: Senföl, Cardol, Crotonöl, die Körper der Terpengruppe, Anethol und Cymol. Dieselben Körper bewirkten auch eine Vermehrung der weißen Blutkörperchen, die zuweilen, z. B. bei Pinen und Terpentinöl ganz enorm (bis 380%) war. Hingegen konnte Temperatursteigerung nur beobachtet werden bei Cardol, Crotonöl, Pinen, Terpentinöl und Cumarin, welches hier auch angeschlossen wurde, während bei Senföl und Anethol keine oder nur eine ganz geringe

Temperaturerhöhung eintrat. Thiosinamin, Menthol, Kampher und Olivenöl, das im Anschluss hieran ebenfalls untersucht wurde, zeigten weder örtliche noch allgemeine Wirkung. — 5) Proteinstoffe: Eiereiweiß, Natriumalbuminat, Pepton. — Die lokalen Erscheinungen fehlten oder waren sehr geringfügig, ebenso die Temperaturerhöhung. Die Leukocytose schwankte zwischen 10 und 100%.

Verf. teilt hiernach die untersuchten Körper nach ihrer Wirkung in zwei Gruppen. Zur ersten Gruppe, welche die geprüften Eiweißkörper und Neutralsalze bilden, gehören Stoffe, die lokal nur eine ganz geringfügige Wirkung, die in Gefäßerweiterung und leichter Entzündung besteht, ausüben. An diese schließen sich die ätzenden Säuren und Basen an, die schon in geringer Konzentration die Gewebe ertöten, aber quantitativ in Wirksamkeit den Salzen außerordentlich überlegen sind. Die genannten Substanzen bilden eine natürliche Gruppe, deren Glieder von örtlichen Wirkungen nur Hyperämie und seröse Infiltration, in höheren Konzentrationen Nekrosierung des Gewebes, aber niemals Eiterung oder Abszessbildung veranlassen. — Diesen steht eine zweite Gruppe von Körpern gegenüber, die sich durch ihre Fähigkeit, Eiterung zu erzeugen, auszeichnet. Hierzu gehören die oben erwähnten Hautreizmittel, sowie das untersuchte Silbernitrat und Kupfersulfat. Wahrscheinlich werden sich hier noch die andern, vom Verf. nicht untersuchten Metallsalze anschließen; wenigstens ist für die Quecksilber- und Antimonverbindungen die pyogene Wirkung schon durch frühere Autoren festgestellt.

Ganz analog dieser lokalen Wirkung zeigten die untersuchten Körper auch in ihren Allgemeinwirkungen entsprechende Unterschiede. Im Allgemeinen ist die Fähigkeit der Substanzen der ersten Gruppe, Leukocytose und Fieber zu erzeugen, eine geringe, während die Körper der zweiten Gruppe, die „Reizstoffe“ unverkennbar bedeutende Leukocytenvermehrung und Temperatursteigerung veranlassen.

H. Klonka (Breslau).

E. Loew, Einführung in die Blütenbiologie auf historischer Grundlage.

Berlin 1895. 8°. 432 S. mit 50 Abbildungen.

Die bereits im Referat über des Verf. „Blütenbiologische Floristik“ (vergl. Bd. XV Nr. 2) erwähnte „Einführung in die Blütenbiologie“ entwickelt auf historischem Wege die auf dem Gebiete der Blumenforschung leitenden Ideen im Zusammenhang mit den Ergebnissen der verwandten botanischen Disziplinen. Der historische Weg, den Verf. eingeschlagen hat, bringt deutlicher, als es die systematische Darstellung vermag, die stufenweise, allmähliche Entwicklung der Forscherarbeit zum Verständnis. Auch hat der historische Weg „den didaktischen Vorzug, dass er mit den einfacheren Erfahrungen und Beobachtungen alter Zeit beginnt und von diesem aus schrittweise zu den verwickelten

Problemen der Gegenwart überleitet, während ein systematisches Lehrbuch Altes und Neues neben- und durcheinander verarbeiten muss“.

Demgemäß gliedert sich das Werk in folgender Weise:

I. Anfänge und allmähliche Ausbildung der Blütenbiologie bis Darwin.

Kapitel I. Die Zeit bis zum Ende des 18. Jahrhunderts.

- 1) Anschauungen des Altertums und Mittelalters über die Bestäubung und das Geschlecht der Pflanzen.
- 2) Die Zeit vom Ausgang des Mittelalters bis zum Ende des 18. Jahrhunderts.

Kapitel II. Die Zeit vom Beginn des 19. Jahrhunderts bis Darwin.

- 1) Allgemeiner Standpunkt der Botanik bei Beginn des Jahrhunderts.
- 2) Die Sexualität und die Bastarderzeugung.
- 3) Bau der Sexualorgane und die Befruchtung.
- 4) Biologie und Physiologie der Blüte.
- 5) Morphologie der Blüte.
- 6) Neuere Forschungen zur Lehre von der Zeugung und der Artenbildung.

II. Die Blütenbiologie im Zeitalter Darwin's.

Kapitel III. Wichtige Einzelforschungen in den Jahren 1858—1867.

- 1) Die ersten bahnbrechenden Arbeiten Darwin's (1858—1862) und ihr wissenschaftlicher Einfluss.
- 2) Ergänzende Einzelforschungen (1863—1867).

Kapitel IV. Zusammenfassende Arbeiten aus den Jahren 1867—1875 (Hildebrand, Axell, Delpino, Hermann Müller).

Kapitel V. Die letzten blütenbiologischen Werke Darwin's (1876/77).

Kapitel VI. Ergänzende Forschungen von Herm. und Fritz Müller, Delpino und Hildebrand bis zum Jahre 1882.

Kapitel VII. Ausbau auf den verschiedenen Gebieten der Blütenbiologie bis zum Jahre 1882.

- 1) Allgemeine Blütenrichtungen.
- 2) Spezielle Bestäubungseinrichtungen.
- 3) Körperausrüstung und Lebensgewohnheiten der Blumenbesucher.
- 4) Blütenbiologische Floristik (Blumengeographie).

Die Darstellung erhielt eine um so mehr berichterstattende Form, je mehr sie sich der Gegenwart nähert; doch verzichtete Verf. nicht ganz auf die Kritik, obwohl „die Beurteilung von Leistungen noch lebender und wissenschaftlich fortarbeitender Zeitgenossen eine missliche Sache ist“. Die Ergebnisse der neuesten Forschung hat Vf. in der schon erwähnten „Blütenbiologischen Floristik“ zusammengestellt, so dass diese eine Ergänzung und Fortsetzung der „Einführung in die Blütenbiologie“ bildet.

Die in den Text eingefügten Abbildungen sollen dem Anfänger die Bestäubungseinrichtungen der Pflanzen leichter verständlich machen; es sind daher einige der interessantesten Beispiele der Blütenkonstruktion (nach Abhandlungen Hildebrand's, Darwin's und Herm. Müller's) ausgewählt.

Ein ausführliches Register schließt das nicht nur für Anfänger, sondern auch für den Blütenbiologen von Fach wichtige Werk.

P. Knuth (Kiel).

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. August 1895.

Nr. 15.

Inhalt: **Haacke**, Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung (Schluss). — **Minot**, Ueber die Vererbung und Verjüngung. — **Verworn**, Allgemeine Physiologie. — **Dubois**, *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java.

Kritische Beiträge zur Theorie der Vererbung und Formbildung.

Von **Wilhelm Haacke**.

(Schluss.)

Auch auf die Vererbung individueller Eigentümlichkeiten, die wir bei Individuen, welche aus einer Rassenmischung hervorgegangen sind, beobachten, kann ich mich hier nicht einlassen. Bei solchen Individuen liegen die Verhältnisse wesentlich anders als bei den Individuen einer einzigen Rasse oder Art, von denen, wie ich ausdrücklich bemerken will, allein in Obigem die Rede war.

Aus den weiter oben von mir angestellten Erörterungen geht die Notwendigkeit hervor, dem Begriff der Veränderung eine bestimmtere Fassung, als er sie gewöhnlich erhält, zu geben, was am besten dadurch geschieht, dass wir zwischen pathologischen und nicht-pathologischen Veränderungen unterscheiden. Pathologische Veränderungen sind solche, bei denen das Gefüge des Organismus derartig gelockert ist, dass er seine Charaktere nicht mit Sicherheit zu vererben im Stande ist. Die Lockerung des Körpergefüges bringt es eben mit sich, dass auch die von dem Körper erzeugten Keimzellen in ihrem Zusammenhange mit dem Körper gelockert werden, dadurch bald diese, bald jene Einflüsse, wie sie eben in einem kranken Organismus in regelloser Weise stattfinden, erleiden, und infolgedessen von einander verschieden werden. Bei nichtpathologischen Veränderungen, die natürlich gleich den pathologischen nur durch äußere Ursachen bewirkt werden können, tritt keine Lockerung des Gefüges,

sondern nur eine Gleichgewichtsverschiebung der Konstitution des Körpers ein. Es entsteht in Folge äußerer Einflüsse aus dem gegebenen ein neues Gleichgewichtssystem. Nichtpathologische Aenderungen, des körperlichen Gleichgewichts, die wir im Allgemeinen als von außen kommende Störungen betrachten können, haben also eine Wiederherstellung des Gleichgewichts zur Folge, während pathologische Veränderungen ohne nachfolgende Wiederherstellung des Gleichgewichts bleiben. Bei der Wiederherstellung des Gleichgewichts, die das Kennzeichen nichtpathologischer Anpassungen an die Einflüsse der Außenwelt bildet, entsteht natürlich nicht wieder das frühere Gleichgewichtssystem, sondern, wie soeben schon hervorgehoben, ein neues. Dieses neue Gleichgewichtssystem kann nun freilich ein mehr oder weniger stabiles sein. Ist es in zu hohem Grade labil, so ist dadurch die Möglichkeit gegeben, dass es schädigenden Einflüssen der Außenwelt nicht widersteht. Ist es hingegen durch eine übergroße Stabilität ausgezeichnet, so vermag es sich nicht leicht neuen Bedingungen der Außenwelt anzupassen und kann deshalb gleichfalls zum Untergang des betreffenden Organismus führen. Am besten sind diejenigen Organismen daran, die sich weder durch eine zu große noch durch eine zu geringe Labilität ihres Körpergefüges auszeichnen.

Suchen wir nun den Begriff der in Folge äußerer Einflüsse eingetretenen Veränderung schärfer zu fassen, so können wir die Veränderungsursachen im Allgemeinen als Gleichgewichtsstörungen bezeichnen. Folgt der Gleichgewichtsstörung eine Wiederherstellung des Gleichgewichts, so können wir von Anpassung sprechen. Bleibt diese Wiederherstellung des Gleichgewichts aus, so haben wir es mit Erkrankung zu thun. Gleichgewichtsveränderungen sind also entweder Anpassungen oder Erkrankungen.

Auch der Begriff der Vererbung bedarf einer schärferen Fassung. Diese Fassung wird jedoch je nach dem Standpunkt, den der betreffende Forscher einnimmt, eine ganz verschiedene sein. Wir können zwar im Allgemeinen als Vererbung die Erzeugung von Nachkommen, die ihren Eltern gleichen, bezeichnen. Wenn wir aber durch die Begriffsbestimmung der Vererbung gleichzeitig den Charakter dieses Naturprozesses kennzeichnen wollen, so fällt unsere Begriffsbestimmung je nach den Ansichten, die wir haben, bald so und bald anders aus, und er wird vornehmlich bestimmt durch die Auffassung, die man von der Vererbung erworbener Eigenschaften hat.

„Der Beginn einer Variation“, sagt Weismann, ist unabhängig von Selektion und Amphimixis; er beruht auf den unaufhörlich¹⁾ wiederkehrenden kleineren Unregelmäßigkeiten der Ernährung des Keimplasmas.“ „Wäre es möglich, dass Wachstum stattfände unter absolut gleichbleibenden äußeren Einflüssen, so würde Variation nicht

1) Fettschrift von mir.

vorkommen; da dies aber nicht möglich ist, so ist jedes ¹⁾ Wachstum mit kleinen oder größeren Abweichungen von der ererbten Entwicklungsrichtung verbunden.“

Die Träger des Wachstums sind nun bei Weismann die Biophoren, aus denen die Determinanten zusammengesetzt sind. Die Biophoren müssen sich also bei der Entwicklung der Keimzellen einer Generation aus den Keimzellen der vorhergehenden Generation unaufhörlich durch Wachstum vergrößern, um sich darauf teilen zu können. Da nun dieses Wachstum nach Weismann keineswegs unter „absolut gleich bleibenden äußeren Einflüssen“ erfolgen kann, da die Variation, wie Weismann selbst sagt, auf den „unaufhörlich“ wiederkehrenden kleinen Unregelmäßigkeiten der Ernährung des Keimplasmas beruht, so müssen die Biophoren auch unaufhörlich ihren Charakter ändern. Da die Biophoren aber bei Weismann die eigentlichen Träger der Vererbung sind, denn sie setzen ja die Determinanten, aus denen sich die Ide aufbauen, zusammen, so kann bei Weismann von einer Vererbung eigentlich gar nicht die Rede sein. Ob die Biophoren einer bestimmten Determinante eines Ides in der Keimzelle einer Generation den Biophoren derselben Determinante in dem Ide der vorhergehenden Generation, von dem das betreffende Id abstammt, gleichen oder nicht, hängt lediglich vom Zufall ab. Die lange Reihe von Biophoren-Generationen, die sich zwischen den Determinanten des Individuums einer Generation und der eines Individuums der nächstfolgenden Generation einschleibt, muss wegen der „unaufhörlich“ wiederkehrenden kleineren Unregelmäßigkeiten der Ernährung des Keimplasmas aus unter einander sehr verschiedenen Gliedern bestehen. Ob nun ein Biophor des Kindes dem Biophor des Elters, von dem das kindliche Biophor abstammt, gleich ist oder nicht, ist also Sache des Zufalls. Von Vererbung können wir also bei Weismann's Theorie mit dem besten Willen nicht sprechen. Weismann's Vererbungstheorie ist eine Lehre von denjenigen zufälligen Umständen, die es ermöglichen können, aber nicht zu bewirken brauchen, dass die Glieder einer Generation den Gliedern der vorhergehenden Generation gleich sind. Es handelt sich bei Weismann dagegen nicht um eine Theorie, nach welcher die Kinder dem Elter gleichen müssen. Von einer Kontinuität des Keimplasmas kann also bei Weismann nur in dem Sinn die Rede sein, dass er das Keimplasma der einen Generation von dem der nächst vorhergehenden Generation abstammen lässt. Dagegen können wir von einer Kontinuität der Organisation bei Weismann's Theorie nicht sprechen. Weismann's Vererbungsträger, die Biophoren, verändern sich ja unaufhörlich; wie kann also die Auffassung, die Weismann von

1) Fettschrift von mir.

einer Kontinuität des Keimplasmas hat, die „Grundlage einer Theorie der Vererbung“ abgeben?

Durch die Annahme, dass unaufhörlich kleine Unregelmäßigkeiten in der Ernährung des Keimplasmas stattfinden, scheint mir Weismann einer Erklärung der Vererbungserscheinungen jeglichen Boden zu entziehen. Folgendes Beispiel möge hier zur Erläuterung dienen: Es handle sich um eine einfachste Organismenart, in deren Iden noch sämtliche Biophoren einander gleich sind, also um das, was Haeckel einen „Organismus ohne Organe“ nennen würde. Von derartigen Organismen stammen nach Weismann alle diejenigen, die in ihren Iden bestimmt lokalisierte und unter einander verschiedene Determinanten haben, ab. Wie soll aber eine solche Abstammung möglich sein, wenn die Biophoren der Urform anfangen, auf unaufhörlich wiederkehrende Unregelmäßigkeiten der Ernährung zu reagieren? Wie soll es kommen, dass aus einem Id, in welchem noch keine Determinanten differenziert und lokalisiert sind, ein Id mit einer bestimmten Architektur wird, wenn für diese Umbildung nichts anderes in Betracht kommt, als unaufhörlich wiederkehrende kleine Unregelmäßigkeiten in der Ernährung der einzelnen Biophoren? Die Teilung der letzteren kann nur auf vorhergehendes Wachstum erfolgen. Da aber nach Weismann jedes Wachstum mit kleineren oder größeren Abweichungen von der ererbten Entwicklungsrichtung verbunden ist, so kann in einem aus lauter gleichen Biophoren zusammengesetzten Id überhaupt keine ererbte Entwicklungsrichtung zu Stande kommen. Eine solche kann nur da entstehen, wo sich die Biophoren, oder wie wir die letzten Elemente des Plasmas sonst benennen mögen, in Folge ihrer Form und in Folge des Besitzes von Anziehungspolen in bestimmter Weise anordnen; wie es meine Gemmarienlehre annimmt. Wäre diese Anordnung etwa ein zweiseitig symmetrisches von einem Punkt ausgehendes System von Plasmastrahlen, so könnten sich allerdings an bestimmten Stellen dieses Systems bestimmte Veränderungen einstellen, und zwar in symmetrischer Anordnung. Aber in einem Biophorenkomplex, in welchem, wie es bei Weismann's Uroorganismen der Fall gewesen sein soll, jedes Biophor seine eignen Wege gehen konnte und zufällig bald von diesen, bald von jenen Einflüssen getroffen wurde, konnte wohl schwerlich eine bestimmte Entwicklungsrichtung zu Stande kommen.

Will Weismann seine Determinantenlehre aufrecht erhalten, so könnte er zunächst den Versuch machen, von einer ähnlichen Annahme auszugehen, wie meine Gemmarienlehre, nämlich von einer bestimmten Anordnung unter sich gleicher Biophoren um einen gemeinsamen Mittelpunkt. Dann freilich würde der Charakter einer zur Ausbildung gelangenden Determinante von dem Orte abhängen, an welchem sich die Biophoren, aus denen die Determinante hervorgeht,

befinden. Dann bedürfen wir aber der Determinantenlehre nicht; dann genügt auch für die Ontogenie eine bestimmte Anordnung unter sich gleicher Plasmaelemente vollkommen, und es hängt bei den einzelligen Organismen von dem Orte, welchen die verschiedenen Bestandteile des Zellleibes in der Gesamtanordnung einnehmen, bei den vielzelligen Organismen aber von dem Platze der einzelnen Zellen im Körper ab, was aus den Plasmaelementen und sonstigen Stoffen, die sich an der betreffenden Stelle befinden, werden soll.

So sind wir durch den Versuch der Feststellung dessen, was bei Weismann Vererbung ist, dahin gelangt, die Unmöglichkeit seiner Theorie und die Notwendigkeit einer Epigenesislehre, die als Regulator der Entwicklung unter einander gleiche Plasmaelemente von bestimmter Form und mit bestimmt verteilten Anziehungspolen annimmt, darzuthun.

Dass Weismann's Amphimixislehre nicht in der Lage ist, die Wahrscheinlichkeit zu erhöhen, dass die Individuen der einen Generation denen der vorhergehenden Generation gleich sind, habe ich in dem Aufsätze über „Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht“ (Centralbl., XV, 45) gezeigt.

Suchen wir den Begriff der Vererbung im Sinne der Weismann'schen Theorie durch wenige Worte auszudrücken, so können wir wohl nichts anderes sagen als: bei Weismann bedeutet Vererbung die zufällige Uebereinstimmung des Kindes mit seinem Elter.

Von den Forschern, die eine Kontinuität des Keimplasmas verwerfen, gehört Haeckel. Für diese Forscher bleibt wohl nur die Annahme übrig, dass es sich bei der Vererbung um einen komplizierten Generationswechsel der Zellen, die in den Keimbahnen liegen, handelt. Die Zellreihe, welche die Keimzelle aus der sich ein Individuum entwickelt, mit einer von diesem Individuum erzeugten Keimzelle verbindet, würde dann etwa durch die Buchstaben des Alphabetes zu bezeichnen sein. Aus der Keimzelle a würde die Zelle b, aus dieser c, aus c die Zelle d und aus y würde z hervorgehen, z endlich würde wieder die Keimzelle a hervorbringen. Die Zellen b bis y würden, da keine Kontinuität des Keimplasmas besteht, nicht befähigt sein, den Organismus wieder zu produzieren. Dazu würden nur die Zellen a im Stande sein, und die Zellreihe von a bis a würde deshalb immer in der gleichen Weise durchlaufen werden, weil die Zelle a der einen Generation denselben Lebensbedingungen ausgesetzt ist, wie die Zelle a der vorhergehenden Generation. In jeder Generation müsste aus a wieder b, aus b wieder c, aus z wieder a werden, weil jede Zelle einer Generation genau oder wenigstens annähernd dieselben Lebensbedingungen antreffen würde, wie die entsprechende Zelle der vorhergehenden Generation.

Von vornherein lässt sich ja gegen eine derartige Ansicht nicht einwenden. Aber die Thatsachen zeigen, dass diese Anschauung eine falsche ist. Denn in sehr vielen Fällen sind nicht bloß die eigentlichen Keimzellen zur Reproduktion des vollständigen Organismus befähigt, sondern auch manche der übrigen Zellen des Körpers. Es besteht hier also doch eine Kontinuität des Keimplasmas, und diese Kontinuität können wir nur in der Weise uns vorstellen, dass in den Zellen der Keimbahnen, einerlei, ob die Keimbahnen Verbindungen zwischen eigentlichen Keimzellen oder zwischen Keimzellen und solchen Körperzellen, die zu einer Reproduktion des Ganzen befähigt sind, oder auch lediglich zwischen Zellen der letzteren Art darstellen, die gleichen Vererbungsträger enthalten sind.

Das ist die Ansicht, die Oscar Hertwig entwickelt hat. Nach ihm sind alle Zellkerne des Organismus einander gleich. Sie enthalten überall dieselben Idioblasten in demselben Mischungsverhältnis, und deshalb ist jede Zelle, wenn nur die übrigen Bedingungen günstig sind, befähigt, den gesamten Organismus zu reproduzieren. Zu den günstigen Bedingungen gehört auch eine der Entwicklung nicht hinderliche Beschaffenheit des Zelleibes, die aber nicht in allen Zellen vorhanden ist. Aus diesem Grunde können sehr viele Zellen der höheren Organismen nicht wieder das Ganze produzieren, obwohl ihre Kerne dieselben Vererbungsträger enthalten, wie die eigentlichen Keimzellen. Ich weiß nun nicht, was Hertwig sich unter der spezifisch und hochorganisierten Anlagesubstanz, von der er in seiner Schrift „Präformation oder Epigenese?“ spricht, vorstellt. Wenn er darunter, wie er es früher that, auch jetzt noch eine „gesetzmäßige Zusammenordnung“ der Idioblasten versteht, so könnte man seine Ansicht als die Anschauung von der Kontinuität der gesetzmäßigen Idioblastenanordnung bezeichnen. Eine solche Annahme wird aber wohl unmöglich sein, weil, wie ich nachgewiesen habe, und Hertwig durch den oben zitierten Ausspruch gegen Weismann zugibt, eine Teilung eines Körpers, wie es Weismann's Id ist, und wie es auch Hertwig's „gesetzmäßige Zusammenordnung“ der Idioblasten sein würde, nicht möglich ist, ohne dass dabei das Id, beziehungsweise die „gesetzmäßige Zusammenordnung“ zerstört wird ohne sich aus den Teilstücken wieder regenerieren zu können. Sagt doch Hertwig ausdrücklich, dass Weismann die Klippe der Einsachtelung zwar umschiffe, aber uns den Beweis schuldig bleibe, inwiefern eine Teilbarkeit bei der Architektur seiner Ide möglich sei. Was aber bedeutet eine „gesetzmäßige Zusammenordnung“ der Idioblasten anders, als ein architektonisches Gebilde? Hat Hertwig indessen — und wir dürfen wohl hoffen, dass er sich darüber bald klar und unzweideutig aussprechen wird — seine Annahme einer gesetzmäßigen Zusammenordnung der Idioblasten fallen lassen, was, wenn es geschehen ist, wohl auf meine Polemik gegen

Weismann und Hertwig zurückzuführen sein dürfte, so würde seine hochorganisierte Anlagesubstanz nichts weiter darstellen, als ein buntes ungeordnetes Gemisch von verschiedenen Idioblasten. Seine Vererbungstheorie wäre alsdann als die Lehre von der Kontinuität der ungeordneten Idioblastengemische zu bezeichnen. Man könnte das Idioblastengemisch vielleicht mit einer Armee vergleichen. Die größeren Unterschiede der Idioblasten würden den verschiedenen Waffengattungen, der Artillerie, der Kavallerie, der Infanterie und dem Train entsprechen, die feineren aber den verschiedenen Chargen, dem General, dem Obersten, dem Hauptmann, dem Lientenant, dem Unteroffizier und dem Gemeinen. Ein solcher Vergleich ist indessen nur bis zu einem gewissen Grade zulässig. Denn bei Hertwig's Theorie handelt es sich nicht darum, dass gewisse Idioblasten die Leitung des Aufbaues des Organismus übernehmen, entsprechend dem einheitlichen Plane, nach welchem die Operationen einer Armee vor sich gehen. Hertwig's Idioblastenheer würde eine Armee sein, in welcher sich die einzelnen Angehörigen des Heeres nur durch ihre Uniformen unterscheiden, nicht aber durch ihre Rangverhältnisse. Es würde eine Armee ohne Offiziere sein, eine wüste ungeordnete Horde, mit der wir menschliche Verhältnisse wohl überhaupt nicht vergleichen können, denn auch eines Anarchistenhaufens oder einer Schaar Wilder bemächtigt sich, wenn es gilt, einen bestimmten Zweck zu erreichen, eine gemeinsame Idee. Bei Hertwig aber würde ein regulatives Prinzip, wie ich es in meiner Gemmaeionlehre annehme, fehlen.

Die Theorie der intrazellulären Pangenesis von de Vries stimmt genau bis auf den Namen mit der Hertwig'schen Idioblastenlehre in ihrer zweiten Form überein, Ganz anders ist hingegen die analytische Theorie der organischen Entwicklung von Driesch.

Auch Driesch nimmt eine Kontinuität der Kernstoffe an. Auch bei ihm besteht der Kern aus einem bunten Gemisch verschiedener Substanzen, denen er die Natur von Fermenten zuschreibt. Diese Fermente wissen aber genau, was sie zu thun haben. Sie treten, obwohl sie bunt durcheinander gewürfelt sind, nur an bestimmten Stellen des sich entwickelnden Organismus in Aktion. Wir haben es hier mit einer wohldisziplinierten Armee zu thun, deren einzelne Chargen zwar wild durcheinander laufen, aber so genau wissen, was sie zu thun haben, dass Alles genau seinen vorgeschriebenen und beabsichtigten Gang geht. Das Aktionsfeld dieser Armee ist nun zunächst der Leib der Eizelle, dem der Bildungstrieb einen geordneten Bau gegeben hat. Ist dieser Bau vernichtet, so kann der Bildungstrieb ihn wieder herstellen; der Bildungstrieb von Driesch ist aber ein von Driesch wenigstens nicht weiter analysiertes, sondern nach ihm als gegeben hinzunehmendes Prinzip. Die Kontinuität des Kernstoffgemisches und die Konstanz des Bildungstriebes bewirken zusammen die Vererbung:

monie der Keimsubstanzen zu thun.

Ein Anhänger der Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas im Weismann'schen Sinne ist Roux. Auch auf ihn findet meine Polemik gegen Weismann Anwendung. Ich habe mich aber hier deshalb noch etwas näher mit Roux zu beschäftigen, weil er der Ansicht ist, dass es sich bei der Vererbung erworbener Eigenschaften um ganz andere Dinge handelt, als bei der Vererbung überkommener Eigenschaften „Die Vererbung“, sagt er, „ist ein beständiges stets in gleicher Weise wirkendes Prinzip nur so weit, als sie nach Weismann u. a. auf Kontinuität und Variationen des Keimplasmas, also auf Assimilation beruht. Soweit daneben mit Vererbung somatogener sog. erworbener Eigenschaften operiert wird, bezeichnet dasselbe Wort unzweifelhaft gänzlich anders vermittelte Wirkungsweisen“.

Dieser Auffassung vermag ich mich nicht anzuschließen. Es handelt sich bei der Vererbung erworbener Eigenschaften um nichts anderes als bei der überkommener Eigenschaften. Nach meiner Anschauung haben wir es nicht nur mit einer genetischen Kontinuität der Keimzellen einer Generation mit denen der nächst vorhergehenden und der folgenden zu thun, sondern auch mit einer körperlichen Kontinuität der Keimzellen mit den übrigen Zellen des Körpers, in welchen sie gebildet werden. Der Körper stellt ein Gleichgewichtssystem dar; ändert sich dieses, so ändern sich auch die in ihm sich entwickelnden Keimzellen. Das Gleichgewichtssystem des Körpers wird aber durch Erwerbung neuer Eigenschaften direkt geändert, und die Verschiebungen, die es erleidet, müssen sich auch auf die Keimzellen übertragen. Diese aber vererben, einerlei, ob sie in Folge der Erwerbung neuer Eigenschaften Seitens des sie umschließenden Körpers verändert sind, oder nicht, jedesmal dasselbe, nämlich die Fähigkeit, denjenigen Körper zu bilden, mit dem sie im Gleichgewicht standen. Hat der Körper, in welchem die Keimzellen erzeugt werden, im Vergleich mit der ihm vorhergehenden Generation keine Veränderungen erlitten, so wird das unveränderte Gleichgewichtssystem dieses Körpers auf die nächste Generation vererbt; ist dagegen eine Verschiebung dieses Gleichgewichtssystems in Folge von Erwerbung neuer Eigenschaften eingetreten, so wird eben dieses neue Gleichgewichtssystem vererbt. Das, was vererbt wird, ist also in beiden Fällen der mit der Keimzelle im Gleichgewicht stehende Körper. Es handelt sich bei der Vererbung erworbener Eigenschaften also nicht um gänzlich anders vermittelte Wirkungsweisen, als bei der Vererbung überkommener Eigenschaften, sondern um völlig gleiche Wirkungsweisen. Um genau dasselbe wie bei der normalen Entwicklung handelt es sich auch nach meiner Anschauung bei der Regeneration und bei der von Roux sogenannten Postgenera-

tion, durch welche letztere die Selbstregulierung von defekt gewordenen jugendlichen Keimstadien bewirkt wird. Roux spricht oft von den Mechanismen der Regeneration und der Postgeneration, ohne uns indessen zu sagen, was er sich dabei denkt. Es kann dabei aber wohl nichts Anderes in Frage kommen, als eine Wiederherstellung des körperlichen Gleichgewichts durch ein den plasmatischen Aufbau des Körpers beherrschendes regulatives Prinzip, dessen Verkörperung ich in meinen bestimmt gestalteten und mit Attraktionskräften begabten Gemmarien erblicke, ähnlich wie es seiner Zeit Herbert Spencer durch seine „physiologischen Einheiten“ dargestellt sein ließ. Ist irgend ein Entwicklungsstadium eines Organismus irgendwie verletzt, so ordnen sich seine plasmatischen Konstituenten, falls dieses in dem betreffenden Falle möglich ist, wieder so an, dass sie das gestörte Gleichgewicht wieder herstellen. Bei der Eidechse, die ihren Schwanz verloren hat, hat eine nur geringfügige Störung des körperlichen Gleichgewichts stattgefunden. Sie wird dadurch wieder ausgeglichen, dass ein neuer Schwanz produziert wird. Ähnlich verhält es sich bei dem verloren gegangenen Beine des *Triton*. Bei der Postgeneration der einen Körperhälfte eines Froschembryo, dem diese Körperhälfte fehlt, weil die Furchungszelle, aus der sie hervorgegangen sein würde, zerstört worden ist, kommt eine Neubildung der verloren gegangenen Körperhälfte in Frage, wodurch das gestörte Gleichgewicht wieder hergestellt wird. Der am Leben gebliebenen Körperhälfte fehlt etwas an ihrem inneren Gleichgewicht. Um dieses wieder herzustellen, ordnen sich plasmatische Elemente in dem Stoffgemenge, das den Raum der zerstörten Körperhälfte einnimmt, so an, dass dadurch diese Körperhälfte wieder in der Weise hergestellt wird, dass sie mit der erhalten gebliebenen Körperhälfte im Gleichgewicht steht. Bei den isolierten Furchungszellen von *Amphioxus* ordnen sich dagegen die Plasmaelemente innerhalb der Furchungszelle gleich derartig, dass ihre Anordnung dieselbe wird wie im ungefurchten Ei. Es handelt sich auch hierbei um nichts Anderes als um eine Wiederherstellung gestörten Gleichgewichts, die nach meiner Ansicht durch die Polarität bestimmt gestalteter Plasmagebilde ermöglicht wird.

In meiner Theorie haben wir es also mit einer doppelten Kontinuität zu thun, nämlich mit einer Kontinuität der Keimzellen und mit einer Kontinuität der letzteren mit den Körperzellen. Beide zusammen erklären die Vererbung der Gleichgewichtsverhältnisse des Organismus, die ererbt oder durch Neuerwerbungen modifiziert sein können, außerdem aber auch die Regeneration und Postgeneration. Die Vererbung ist eine Wiederherstellung gestörten Gleichgewichtes, die erst dann erreicht ist, wenn der ausgebildete Körper wieder vorliegt. In letzter Linie handelt es sich dabei um eine Kontinuität der Gemmarien, d. h. um die Gleichheit der durch die Teilung eines Gemmariums gebildeten

Tochtergemmarien mit dem Muttergemmarium, einerlei, ob dieses letztere seine charakteristische Zusammensetzung aus gegen einander verschiebbaren Gemmen von seinem Muttergemmarium ererbt hat, oder ob es eine Verschiebung seiner Gemmen durch Neuerwerbungen des Körpers, in welchem es sich befindet, erlitten hat.

Das Verständnis für meine Auffassung wird, glaube ich, durch folgendes Beispiel gefördert werden: Nehmen wir an, wir könnten uns einen einfachsten Organismus in der Gestalt eines Ringes vorstellen, dessen Form durch die Form seiner Gemmarien bedingt wird. Die Anziehungspole der letzteren sind dann so verteilt, dass die Verbindung mehrerer Gemmarien zu einer Reihe von Gemmarien einen Kreisbogen darstellen muss, durch dessen Verlängerung, die durch Anfügung neuer Gemmarien zu Stande kommen würde, endlich ein geschlossener Kreis entstehen würde. Nehmen wir aus diesem Kreise ein Stück heraus, und lassen wir es sich durch Wachstum wieder vergrößern, so würde wiederum ein Kreis resultieren. Wir wollen jetzt annehmen, dass auf unseren aus einer kreisförmigen Reihe von Gemmarien bestehenden Organismus von Außen Kräfte einwirkten, die aus dem Kreis eine Ellipse machen. Das könnte nur dadurch geschehen, dass die Anordnung der einzelnen Gemmen in jedem Gemmarium, von der ja die Form des letzteren und die Verteilung seiner Anziehungspole nach meiner Annahme abhängt, in der Weise verschoben wird, dass durch die Aneinanderreihung der Gemmarien nunmehr nicht mehr ein Kreis sondern eine Ellipse zu Stande kommt. Wenn wir aus dieser Ellipse ein Stück herausnehmen, und durch Anreihung neuer Gemmarien wachsen lassen, so muss wiederum dieselbe Ellipsenform resultieren. Die Ellipse können wir uns nun durch Einwirkung von Außen in eine andere Art der Kegelschnitte übergeführt denken. Wir können aus ihr eine gerade Linie, aus dieser eine Parabel oder eine Hyperbel werden lassen, und bei der Umbildung der einen Form in eine andere würde es sich jedesmal um eine Verschiebung der Gemmen innerhalb sämtlicher Gemmarien des betreffenden Organismus handeln. Jedesmal müsste auch ein aus einem solchen Organismus herausgenommenes Stück die Form des Organismus durch Wachstum wieder reproduzieren. Ein wirklicher Organismus ist nun zwar viel komplizierter, als die von uns erdachten Organismen, denen wir die Form von Kegelschnitten zugeschrieben haben, aber im Wesentlichen handelt es sich dabei um nichts anderes, als um die Vorgänge bei der Umbildung unserer idealen Organismen und um die Wiederherstellung dieser letzteren aus ihnen entnommenen Teilstücken.

Mein Vergleich betrifft allerdings nur die auf die Form der Gemmarien beruhenden morphologischen Eigenschaften der Organismen. Auf die Vererbung erworbener chemischer Eigentümlichkeiten bin ich bereits in meinem Aufsätze über „Wesen, Ursachen und Vererbung

von Albinismus und Scheekung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen" (Centralblatt XV, 2) eingegangen. Es würde mich auch hier zu weit führen, wollte ich an dieser Stelle den Versuch unternehmen, meine Gemmarienlehre denen anschaulicher zu machen die sie noch nicht gründlich und womöglich an der Hand von Modellen durchgedacht haben.

Ich schließe mit folgendem von mir teilweise in Fettschrift wiedergegebenen Satze Roux's: „Die spezifischen Vorgänge des Lebens sind an die Gestaltung und Struktur seiner Substrate gebunden“.

Ueber die Vererbung und Verjüngung.

Von **Charles-Sedgwick Minot**.

Der Inhalt dieses Aufsatzes ist in folgende Abschnitte geteilt:

- I. Die formbildende Kraft der Organismen.
- II. Der Begriff des Todes.
- III. Eine vergleichende Betrachtung von Larve und Embryo.
- IV. Schlussbemerkungen.

Der erste Abschnitt ist nicht neu, sondern eine wörtliche Uebersetzung eines schon früher veröffentlichten Artikels¹⁾. Da aber dieser Artikel in einer wenig verbreiteten amerikanischen Zeitschrift erschienen ist, so ist er bis heute fast unbekannt geblieben, daher seine Wiederholung. Er stammt vom Jahre 1885 und stellt auch meiner jetzigen Ueberzeugung nach eine vollständige Widerlegung der Weismann'schen Theorie des Keimplasmas dar. Weismann hat den betreffenden Artikel unbeachtet gelassen, was von meinem Standpunkte aus nötig erscheint, wenn er seine Theorie noch aufrecht erhalten wollte. Die von mir im J. 1885 verteidigten Ansichten sind neulich in fast paralleler Form und ohne wesentliche Zusätze gegen Weismann vorgeführt worden. Man vergleiche O. Hertwig, **Zeit- und Streitfragen der Biologie**, 1. Heft, S. 32—52 mit dem nachfolgenden ersten Abschnitt.

Der zweite Abschnitt ist auch gegen Weismann gerichtet, indem darin der Versuch gemacht wird seinen Begriff des Todes durch einen richtigeren zu ersetzen.

Der dritte Abschnitt ist bestimmt, die Bedeutung der Verjüngung klar zu legen, und zugleich durch Vergleichung von Larven und Embryonen den Nachweis eines bisher nicht erkannten Gesetzes der Vererbung zu liefern.

I. Die formbildende Kraft der Organismen.

Es wird kaum bestritten werden, dass gegenwärtig die allermeisten Biologen geneigt sind, die Bildung eines Organismus aus seinem Keim

1) Science, Bd. VI, S. 4, 3. Juli 1885.

auf mechanischem Weg zu erklären. Die vorherrschende Meinung ist, dass die Kräfte im Ei derartig angeordnet sind, dass die Entwicklung des jungen Organismus das mechanische Resultat des vorherbestimmten Spiels dieser Kräfte sei. Es soll in diesem Aufsatz bewiesen werden, dass diese Vorstellung eine unzulängliche ist und wenigstens ergänzt, wenn nicht durch eine andere Ansicht ersetzt werden muss; nämlich durch die, dass die bildende Kraft allgemein verbreitet ist, so dass allen Teilen der Hang innewohnt durch ihr Wachstum und ihre Anpassung den ganzen Organismus zu vervollständigen — eine Thatsache die eine rechtmäßig hypothetische Erklärung in Darwin's Lehre der Pangenese findet. Der Sinn dieser hier aufgestellten Behauptung wird deutlicher werden, wenn wir den Beweis auf den sie gegründet ist, näher betrachten. Der Beweis, dass die bildende Kraft durch alle Teile verbreitet ist, soll in folgende 3 Abschnitte gebracht werden:

- 1) Der Prozess der Regeneration in einzelligen und mehrzelligen Lebewesen.
- 2) Die Erscheinung der Verdopplung der Teile.
- 3) Alle Formen organischer Reproduktion.

Wir wollen nun diese Kategorien kurz betrachten.

1) Regeneration. Alle lebenden Organismen besitzen in größerem oder geringerem Grad die Fähigkeit Verletzungen wieder gut zu machen; wir müssen in der That die Kraft der Regeneration als mit dem Leben innig verbunden betrachten, aber die Fähigkeit dazu ist ungeheuer verschieden in den verschiedenen Arten. Beim Menschen ist die Fähigkeit dafür sehr gering, obwohl ausgedehnter, als man gewöhnlich annimmt. Unter den Anneliden gibt es Arten, deren Individuen man in zwei Teile trennen kann, und deren jeder Teil sich wieder Alles ersetzen kann, was nötig ist um einen vollständigen Wurm darzustellen. Wir sehen zuweilen aus einem kleinen Teil einer Pflanze, einer einzigen Gerte einer Weide z. B. einen vollkommenen Baum entstehen, Wurzeln, Stamm, Aeste, Blätter, Blüten und Alles. Beim letzten Beispiel besitzen einige wenige Zellen eine verborgene formbildende Kraft, die wir an ihren Wirkungen erkennen, die wir aber nicht erklären können. Wir bemerken also, dass jedes Individuum sozusagen ein Schema oder einen Plan seiner Organisation hat, demgemäß es sich zu bilden strebt. So lang dies thatsächlich stattfindet, üben die Zellen die ihnen geläufigen Funktionen aus; aber wenn ein Teil durch eine Verletzung zerstört oder entfernt wird, dann streben die übrigen Zellen sich dem vollständigen Schema von Neuem anzupassen und den verlorenen Teil zu ersetzen. Der Vorgang der Neubildung verloren gegangener Teile erscheint unserer Vorstellung fast wie ein bewusstes Streben der Gewebe nach einem vorherbestimmten Zweck.

Unsere Kenntnis von der neubildenden Kraft hat letzthin wichtige Erweiterungen erhalten durch die beachtenswerten Versuche von Nuss-

baum¹⁾ und Gruber²⁾ die, unabhängig von einander, die Möglichkeit demonstriert haben, dass wenn einzellige Tiere in zwei Hälften geteilt werden, jeder Teil das Fehlende ersetzen kann. Auf diese Weise kann die Anzahl der Individuen künstlich vermehrt werden. Nussbaum z. B. trennte eine abgesonderte *Oxytricha* in zwei gleiche Teile, entweder in die Quere oder in die Länge und sah, dass die Ränder des Schnittes bald wieder mit neuen Cilien umgeben wurden. Obgleich etwas von der Substanz oder sogar ein Kern bei der Operation verloren gegangen war, so verwandelten sich dennoch andern Tags die beiden Teile in vollständige Tierchen mit vier Kernen und Nebenkernen und dem charakteristischen Wimperapparat. Das Kopfstück hatte ein neues Hinterende gebildet; die rechte Hälfte eine neue linke Hälfte. Die neuentstandenen verdoppelten Infusorien vervielfältigten sich dann durch spontane Teilung. Von einer in zwei Teile geschnittenen *Oxytricha* gelang es Nussbaum zehn normale Infusoriantierchen zu gewinnen, die sich später alle encystierten. Auch nach einer ungleichen Teilung behalten die beiden Teile dennoch die Fähigkeit der Neubildung, aber Teile ohne Kern waren nicht lebensfähig, woraus man schließen muss, dass die formbildende Kraft auf irgend eine Weise an den Kern gebunden ist. Aber auch kernhaltige Stücke können zu Grunde gehen. So waren alle Versuche der künstlichen Vermehrung von mehrkerniger *Opalina* erfolglos, obgleich die Teilung von *Actinosphaerium* schon im vorigen Jahrhundert mit Erfolg von Eichhorn gemacht worden ist. *Pelomyxa palustris* wurde mit Erfolg von Greeff geteilt und *Myxastrum radians* von Haeckel.

Gruber (a. a. O. S. 718) beschreibt seine Versuche an *Stentor* folgendermaßen: „Schneidet man einen *Stentor* quer in der Mitte durch und isoliert die beiden Teile, so hat sich schon nach etwa 12 Stunden an der Schnittfläche des hintern Abschnitts ein vollkommenes Peristomfeld mit den großen Wimpern und der Mundspirale neugebildet; das Stück dagegen, an welchem die frühere Mundöffnung sich befindet, hat sich nach hinten ausgezogen und meist auf die solchen Infusorien eigentümliche Weise festgesetzt. Hat man einen Längsschnitt geführt, so dass das Peristomfeld in zwei Teile zerschnitten wurde, so schließt sich nicht nur die seitliche Wundfläche der beiden getrennten Stücke sondern die Peristome bilden sich auch wieder vollkommen aus. Zu wiederholten malen habe ich Stücke durch Querschnitte abgetrennt, die bedeutend kleiner waren als die Hälfte des ursprünglichen *Stentors* und auch diese haben sich zu vollkommenen Tierchen regeneriert“.

1) M. Nussbaum, „Ueber spontane und künstliche Zellteilung“. Sitzungsab. niederrh. Ges. f. Nat. u. Heilkunde, Bonn, 15. Dez. 1884. (Leider kenne ich diese Abhandlung nur aus Gruber's Referat.)

2) A. Gruber, „Ueber künstliche Teilung bei Infusorien“. Biol. Centralblatt, Bd. IV, Nr. 23, S. 717—722.

Auch Gruber beobachtete, dass künstlich geteilte Infusorien die Fähigkeit der nachfolgenden spontanen Vermehrung besaßen. Wenn der Schnitt nicht sehr tief ist, können monströse Doppelbildungen entstehen, aber hier, wie bei den spontanen Teilungen, verhalten sich die beiden Teile, so lang ein organischer Verbindungsstrang verbleibt, wie ein einziges Individuum, woraus man ersieht, dass die Nerventhätigkeit nicht auf bestimmte Bahnen beschränkt ist. Gruber setzt auch hinzu, dass zwei getrennte Stücke wieder vereinigt werden können, wenn sie schnell genug wieder aneinander gebracht werden. Diese kurz mitgeteilte Beobachtung ist von solchem Interesse und so großer Wichtigkeit, dass die Veröffentlichung der vollständigen Einzelheiten mit Ungeduld erwartet wird. Gruber sagt weiter, dass wir bis jetzt nicht viel mehr behaupten können, als dass eine hochgradige Regenerationsfähigkeit in einzelligen Organismen besteht. Er macht auch die wichtige Bemerkung, dass wir bei den Protozoen es hauptsächlich mit Veränderungen der Funktion, bei den Metazoen auch mit dem Wachstum zu thun haben.

2) Verdoppelung der Teile. Bei diesen Anomalien stoßen wir auf ein Organ, das, obgleich es ein besonderes Glied ist, sich dennoch dem Typus der Species anpasst. Z. B.: es findet sich ein Frosch mit drei Hinterbeinen; die Untersuchung ergibt, dass das dritte Bein anatomisch mit der typischen Organisation des Hinterbeins des Frosches übereinstimmt. Wenn wir den Wert dieser Beobachtung bestimmen wollen, dürfen wir einerseits nicht vergessen, dass diese Beispiele keineswegs ungewöhnlich sind, andererseits, dass die Uebereinstimmung mit dem normalen Bau nicht gleichförmig ist.

3) Ungeschlechtliche Reproduktion. Wenn eine Art sich durch Teilung auf irgend eine Weise vermehrt, so müssen wir annehmen, dass jeder Teil nach der Trennung die formbildende Kraft besitzt, denn wir sehen, dass er alles hervorbringt, was nötig ist, um die typische Organisation des Individuums zu vervollständigen. Ferner ist die Knospe einer Hydroide oder eines Polyzoon, obgleich sie nur einen kleinen Teil des Körpers umfasst, ebenfalls mit dieser unbegreiflichen Fähigkeit ausgestattet. Bei Pseudoeiern wird die äußerste Grenze erreicht: bei *Aphis*, beispielsweise gibt der Elter eine einzige Zelle ab, deren Fähigkeit ein vollkommenes zusammengesetztes Individuum zu erzeugen derselben Fähigkeit einer Hydroidenknospe oder eines halben Wurms gleichkommt.

Der Augenschein zwingt uns zur Schlussfolgerung, dass die formbildende Kraft oder Ursache nicht nur der eigentümlichen Anlage der Kräfte und Substanzen des Eies zukommt, sondern dass jedem Teil des Organismus zuteil geworden ist: 1) das Muster für den ganzen Organismus; 2) die teilweise oder vollständige Fähigkeit das Muster wieder hervorzubringen. Diese Formel

ist freilich eine sehr grobe Darstellung einer wissenschaftlichen Tatsache, aber sie ist die beste, die ich finden konnte.

Die formbildende Kraft ist also ein durch den ganzen Körper verbreitetes Streben. Gerade die Unsicherheit des Ausdruckes dient dazu, unsere Unwissenheit über die wahre Natur dieser Kraft zu bezeugen. In Verbindung hiermit betone ich ausdrücklich, dass wir wenig oder nichts inbezug auf irgend eine der wesentlichen Eigenschaften des Lebens wissen, weil ich der Meinung bin, dass die Lehre von unserm Nichtwissen nicht von den Biologen anerkannt wird. Wir begegnen nicht selten der Behauptung, dass Leben nichts anderes als eine Reihe physikalischer Erscheinungen sei; oder andererseits, was gerade jetzt als veraltete Wissenschaft gilt, dass Leben einer besonderen Lebenskraft zuzuschreiben sei. Solche Behauptungen sind durchaus unwissenschaftlich; die meisten sind vollständig, die übrigen nahezu wertlos. Was meiner Meinung vorher erfüllt sein müsste, ehe eine allgemeine Theorie des Lebens aufgestellt werden könnte, habe ich an anderem Orte ausinandergesetzt¹⁾.

II. Der Begriff des Todes.

Meine These lautet: Es gibt zwei Formen des Todes. Diese sind: erstens der Tod der einzelnen Zellen und zweitens der Tod der mehrzelligen Organismen. Der eine Tod ist mit dem anderen nicht homolog.

Weismann nimmt die vollständige Homologie der beiden Formen des Todes an. Ohne diese Annahme stürzt seine Hypothese der Unsterblichkeit der Einzelligen, und damit fällt auch das ganze Gebäude seiner Spekulationen über das Keimplasma zusammen. O. Hertwig (Zeit- und Streitfragen, Heft I) hat schon in klarer Weise die Abhängigkeit der Theorie des Keimplasmas von der Unsterblichkeitshypothese auseinandergesetzt; es wäre daher überflüssig hier nochmals darauf einzugehen.

Die Auffassung des biologischen Problems des Todes, die ich jetzt noch hege, habe ich mir gebildet schon mehrere Jahre vor der ersten Veröffentlichung Weismann's, die unter dem „Titel“ „Ueber die Dauer des Lebens“ im Jahre 1882 herausgegeben wurde. Seine Ansicht hat er ferner noch in seiner Schrift „Ueber Leben und Tod“ (1884) verteidigt und ist seitdem bei derselben geblieben. Das Problem des Todes hat mich schon seit vielen Jahren lebhaft interessiert. In den Jahren 1877 und 1879, also lange vor Weismann, habe ich meine theoretische Auffassung der betreffenden Fragen bekannt gemacht²⁾. Diese Auffassung ist der Ausgangspunkt langwieriger spezieller Untersuchungen geworden, durch welche ich be-

1) C. S. Minot, „On the conditions to be filled by a theory of life“. Proc. Amer. assoc. adv. sc., XXVIII, 411.

2) Proc. Boston Soc. Nat. Hist., XIX, 167; XX, 190.

strebt war, das Problem seiner Lösung näher zu bringen. In der That habe ich die damals aufgestellten Thesen seither durch Beobachtung und Versuch zum größten Teil bestätigen können¹⁾. Ferner habe ich in einem besonderen kleinen Aufsätze²⁾ darauf aufmerksam gemacht, dass Weismann das Wesen des Problems garnicht berücksichtigt hat. Die von mir hervorgehobenen Schwierigkeiten bestehen noch und lassen sich meinem Dafürhalten nach überhaupt nicht beseitigen. Weismann geht an diesen Schwierigkeiten vorbei und bildet seine Spekulationen weiter aus, ohne für sie erst den Boden zu schaffen. Seine Methodik erläutert folgendes Citat: „Ich habe es vielleicht nicht zu bedauern, dass ich auf den betreffenden Artikel (Minot's Artikel in Science, Bd. IV, p. 398) nicht mehr genauer eingehen kann; ohnehin finden fast alle Einwürfe, welche mir darin gemacht werden, in vorstehendem Aufsatz ihre Erledigung“ (Weismann, Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biol. Centralbl., IV, 690, Nachschrift). Ich habe den Aufsatz aber mit bestem Gewissen und aller Sorgfalt durchstudiert und kann nicht zugeben, dass Weismann die gemachten Einwürfe erledigt habe. Im Gegentheil wie früher so auch heute bleibt meiner Meinung nach der Ausspruch wahr: „He misses the real problem“.

Aus diesem Grunde halte ich es für nicht angezeigt, auf die Einzelheiten der Weismann'schen Darlegung einzugehen, weil er, wenn ich Recht habe, das eigentliche Problem des Todes überhaupt nicht besprochen hat³⁾. „He misses the real problem“. Zu diesem Anspruch führen mich folgende Ueberlegungen. Protozoen und Metazoen bestehen aus aufeinanderfolgenden Zellengenerationen, bei jenen sondern sich die Zellen, bei diesen dagegen bleiben sie in einem Verbande; der Tod bei einem Protozoon ist die Vernichtung der Zelle, aber der Tod eines Metazoons ist die Auflösung des Verbandes. Nun ist eine solche Auflösung die Folge der Zeit, resp. einer für jede Art spezifischen Lebensdauer, daher nennen wir sie „den natürlichen Tod“. Ferner wissen wir, dass der natürliche Tod herbeigeführt wird durch allmähliche Veränderung der Zellen, bis zuletzt gewisse Zellen, die zur Erhaltung des Ganzen wesentlich sind, ihre Funktionen einstellen. Der Tod ist also eine Folge von Veränderungen, die durch successive Zellengenerationen langsam zunehmen, diese Veränderungen bewirken das Altersschwachwerden, dessen Abschluss durch den Tod gegeben wird. Wollen wir wissen, ob der Tod, der eigentliche natürliche Tod, bei den Protozoen vorkomme, oder nicht, so müssen wir erst ein Kennzeichen

1) Journal of Physiology XII, 97 und Proc. AA. A. S. XXXIX (1890).

2) Science Bd. IV (Nr. 90), p. 398.

3) Die paar Worte, die sich S. 50 im „Die Kontinuität des Keimplasmas“ befinden, kommen hier nicht in Betracht, weil die dort angegriffene Ansicht mit der meinigen Nichts zu thun hat.

besitzen, das uns ermöglicht das Vorkommen des Altersschwachwerdens resp. dessen Abwesenheit bei den Einzelligen zu bestimmen.

Hierin liegt der Schwerpunkt der ganzen Diskussion. Gewiss ist ein einfacherer sicherer Schluss kaum denkbar, als dass der Tod des Metazoons nicht identisch d. h. homolog mit dem Tode der einzelnen Zelle ist. Weismann nimmt stillschweigend gerade diese Homologie an, und baut seine ganze Argumentation darauf. In seinen sämtlichen bezüglichen Schriften betrachtet er den Tod eines Protozoons als unmittelbar vergleichbar mit dem Tode eines Metazoons. Sucht man bei Weismann nach der Begründung dieser Anschauung, so wird man nur durch seine Mühe belohnt. Von dieser Anschauung ausgehend kommt Weismann zur vollständig logischen Schlussfolgerung: Die Protozoen seien unsterblich. Also ein Paradoxon! In der That, wenn man den Tod in den beiden Fällen vom Weismann'schen Standpunkte vergleicht, so ist eine Verschiedenheit der Ursachen des Todes eine notwendige Annahme, und zwar ist die Ursache bei den Protozoen nur eine äußere, bei den Metazoen eine innere, da man hierbei von dem Zufallstod bei den Metazoen absehen kann. Wenn wir dem Probleme von dieser Seite näher treten, so treffen wir folgende Hauptfrage: Kommt der Tod durch innere Ursache bei Protozoen vor? Diese Frage verneint Weismann mit der Behauptung, die Einzelligen seien unsterblich. Die Behauptung bleibt, die Belege dafür bleiben aus. Um die Behauptung zu rechtfertigen, müsste bewiesen werden, dass bei den Protozoen ein durch viele Generationen sich allmählich entwickelndes Altersschwachwerden nicht stattfindet. Hat Weismann diesen Beweis geliefert? Gewiss nicht. Er hat den Gegenstand eigentlich überhaupt nicht besprochen. Es ist aber klar, dass wir erst bestimmen müssen, ob bei Protozoen der natürliche Tod durch Altersschwachwerden vorkomme oder nicht, um nachher zur wissenschaftlichen Diskussion der behaupteten Unsterblichkeit der Einzelligen übergehen zu können. Das Problem lässt sich nicht anders fassen. Weismann hat es nicht so gefasst, daher besteht noch das Urtheil gegen ihn, — he misses the real problem.

Das Altersschwachwerden ist bisher wenig untersucht worden. — Seit vielen Jahren aber habe ich mich experimentell mit ihm beschäftigt, und ich bin bestrebt seinen genauen Verlauf festzustellen. Ich glaube schon unsere thatsächlichen Kenntnisse erweitert zu haben, wovon meine Arbeit „Senescence and Rejuvenation“ zeugt. Ich glaube auch, dass ich dadurch das Recht gewonnen habe, meine durch neu entdeckte Thatsachen bestärkte Ansicht noch den reinen Spekulationen Weismann's gegenüber zu stellen.

III. Eine vergleichende Betrachtung von Larve und Embryo.

(Gelesen vor der American Society of Morphologists, Dezember 1893.)

Es ist altbekannt, dass die Tiere nach zwei verschiedenen Typen

sich entwickeln, indem sie in ihren jüngeren Stadien, entweder als Larven oder als Embryonen erscheinen. Die Larven führen ein freies Leben und müssen sich selbst ernähren; die Embryonen dagegen führen kein freies Leben und werden von dem im Eie angesammelten Dotter ernährt. Vergleicht man Larven mit Embryonen im Allgemeinen, so kann man mehrere Schlüsse ziehen, die ein wertvolles Licht auf einige neuere biologische Hypothesen werfen.

Vorerst ist hervorzuheben, dass die larvale Entwicklung die primitive ist, und dass die embryonale Entwicklung viel später entstanden ist. Für diese Behauptung kennt der Zoologe zwei Hauptstützen: 1) Bei allen niederen Tieren finden wir nur Larven, nie Embryonen; Spongien, Cölenteraten, Echinodermen, Würmer, alle machen die Anfangsstufen ihrer Ontogenie als Larven durch. Es wäre überflüssig länger bei der Verteidigung einer Ansicht zu verweilen, die wohl ohnehin von allen Biologen anerkannt wird. 2) Die embryonale Entwicklung hängt vom Dotter ab; nun sehen wir, dass der Dotter sehr allmählich entstanden ist und bei allen niederen Tieren in nur geringen Mengen erscheint. Erst nachdem die Zunahme des Dotters eine riesige geworden ist, wie etwa bei den meroblastischen Wirbeltieren, begegnen wir einer eigentlich embryonalen Entwicklung. Mit der Zunahme des Dotters geht die larvale Entwicklung allmählich in die embryonale über. Da der Embryo vom Dotter abhängig ist, und da der Dotter nur bei höheren Geschöpfen in genügender Menge vorkommt, so können reine Embryonen ausschließlich bei den höheren resp. später entstandenen Tierformen vorkommen.

Die Thatsache, dass die Larven die primitiven Entwicklungsformen darstellen, zwingt uns den Schluss zu ziehen, dass die Richtigkeit der Weismann'schen Theorie der Kontinuität des Keimplasma eher bei den Larven als bei den Embryonen zu prüfen sei, da bei diesen die Verhältnisse durch sekundäre Veränderungen tiefgreifende Umgestaltungen erfahren haben, wodurch wir bei einer solchen Frage leicht irre geführt werden können.

Ich wage nicht zu behaupten, dass ich weiß, was die jetzige Form der Kontinuitäts-Theorie nach Weismann sei. Ich halte aber die genaue Form dieser viel besprochenen Theorie für nebensächlich, weil die Theorie meiner Ueberzeugung nach mit unseren Kenntnissen schlechtweg unvereinbar ist. Nussbaum hat diese Theorie begründet und dadurch die Bahn gebrochen, auf der wir gewiss sehr weit zu gehen hoffen. Ich möchte den hohen Wert und den streng wissenschaftlichen Charakter der Nussbaum'schen Arbeit rühmend anerkennen, nicht nur weil ich dieselbe hochschätze, sondern auch weil der ungerechte Versuch leider gemacht worden ist sein Verdienst zu verkleinern. Nussbaum¹⁾ meinte, dass die Keimzellen direkte Abkömmlinge des

1) M. Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikrosk. Anatomie, XVIII, 1-121 (1880).

befruchteten Eies seien und die keimende Fähigkeit beibehalten, während die sonstigen aus dem Ei entstehenden Zellen die Gewebe des Körpers bilden. Er führte auch mehrere Thatsachen vor, die zu Gunsten seiner Theorie sich auffassen ließen. Hiermit wurde das ganze Problem der Vererbung und der Entwicklung vollkommen neu formuliert. Seit Nussbaum suchen wir die Erklärung der Fähigkeit des Keimens und der Fortpflanzung dieser Fähigkeit; bisher suchte man nach den Ursachen der Vererbung der elterlichen Teile. Um das durch ein Beispiel zu erläutern, möchte ich Folgendes darlegen. Vor Nussbaum waren wir von der pangenetischen Auffassung Darwin's beherrscht und forschten nach den Mitteln, durch die das Auge des Vaters sich in dem Kinde wiederholt. — Seit Nussbaum lassen wir die Pangenesis hinter uns — sie gehört nunmehr zur Vergangenheit — und suchen zu bestimmen, wie der Keimstoff sich verhält und zwar speziell, wie er vom Eie an durch die folgenden Entwicklungsstufen sich verhält, so dass er für die Zeugung der nächsten Generation noch vorhanden sein wird. Es ist der Begriff der Kontinuität des Keimstoffes, dessen Wichtigkeit wir preisen.

Die Larven lehren uns, dass es nicht besondere Zellen sein können, die diese Kontinuität vermitteln. In der That finden wir die Organe des larvalen Lebens vollkommen differenziert, während noch keine Geschlechtsorgane erkennbar sind, ja sogar bei der Mehrzahl der bekannten Larven können wir nicht einmal die Anlagen der Geschlechtsdrüsen erkennen. Bewegungsapparate, wie Cilien und oft auch Muskelfasern, Verdauungskanal, Sinnesorgane und in vielen Fällen noch besondere Exkretionsorgane sind bei Larven unverkennbar, und nur in wenigen sehr vereinzelt Fällen lassen sich Zellen die zur künftigen Geschlechtsdrüse gehören, unterscheiden. Bei der primitiven resp. larvalen Entwicklung können wir nicht nur nicht sagen, dass die Keimzellen bei der Furchung des Eies von den somatischen Zellen geschieden seien, sondern müssen eigentlich gerade den entgegengesetzten Schluss ziehen, dass die Keimzellen zu den am spätesten entstehenden Geweben gehören. Wir haben häufig bei Larven schon viele Gewebe zu unterscheiden und zu einer Zeit, wann die Keimzellen noch nicht angedeutet sind. Genau dasselbe finden wir auch bei Embryonen, indem gewöhnlich die Hauptgewebe erkennbar werden, während die Keimzellen noch nicht vorhanden sind. Bei den Wirbeltieren ist diese Thatsache schon vor vielen Jahren festgestellt. Es ist für das Weismann'sche Verfahren charakteristisch, dass er die Kontinuität der Keimzellen trotz der Thatsachen lange verteidigt hat. Diese irrthümliche Ansicht hat er aber seitdem aufgegeben und an ihre Stelle die Hypothese der Kontinuität des Keimplasmas gesetzt. Von den Nussbaum'schen Anschauungen hat Weismann den unfruchtbaren Teil durch die Welt zu säen versucht, und den fruchtbaren hat er

fast gänzlich vernachlässigt. Weismann will den Unterschied zwischen den zum Aufbau des Körpers bestimmten Elementen einerseits, und den zur geschlechtlichen Fortpflanzung bestimmten Elementen andererseits verteidigen. Da nun die Geschlechtszellen gewöhnlich aus somatischen Zellen sich entwickeln, so nimmt er an, dass es einen heimlichen Stoff gibt, der Keimplasma von Weismann benannt wird. Dieser Stoff soll sich auf heimlichem Wege im Körper aufspeichern, auf Befehl sich vom „histogenem Plasma“ sondern; er soll sich unverändert forterhalten, bis er die Vererbung bewirkt.

Bei Nussbaum begegnen wir dem Begriff der Kontinuität, der für die wissenschaftliche Erforschung der Vererbungserscheinungen von unabsehbarer Wichtigkeit ist. Diese Kontinuität gilt aber für alle Zellen, die aus dem befruchteten Ovum entspringen, wie oben im ersten Abschnitte auseinandergesetzt wurde. Wir müssen daher suchen nach den Ursachen der Differenzierung der Zellen, das heißt nach den Ursachen der Entstehung von Nervenzellen, Muskelzellen, Drüsenzellen u. s. w. und der Entstehung der Keimzellen.

Ich will jetzt versuchen die Bedeutung der Vergleichung der Larven und Embryonen für unser Verständnis der Keimzellen klarzulegen. Hierbei müssen wir einen kleinen Umweg machen.

Bei den Untersuchungen über „Senescence and Rejuvenation“, wovon nur der erste Teil bis jetzt veröffentlicht ist (Journal of Physiology, XII, 97) erfuhr ich, dass man bei dem Altwerden der Zellen eine Zunahme des Protoplasmas im Verhältnis zum Kerne konstatieren konnte, und es gelang mir ferner nachzuweisen, dass ein wesentlicher Vorgang bei der Fortpflanzung darin besteht, dass Zellen mit verhältnismäßig wenigem Protoplasma gebildet werden. Ich konnte es ferner wahrscheinlich machen, dass eine schnelle Vermehrung der Zellen nur dann möglich sei, wenn die Zellen nur kleine protoplasmatische Leiber haben (Proc. A. A. A. S., I. c.). Wir erfahren also, dass die Entwicklungsfähigkeit mit einem besonderen Zustande der Zellen verbunden sei. Hierdurch bin ich unmittelbar zu einer Hypothese geführt worden.

Die Hypothese lautet:

Die Entwicklung eines Organismus hängt nicht von einem in besonderen Zellen erhaltenen Stoff, sondern von einem besonderen Zustande (Stufe) der Organisation ab.

Als Corollarium dazu ist zu setzen: Ein Keimplasma im Sinne Weismann's existiert überhaupt nicht.

Nach meiner Ansicht also vererben alle Teile vom Keime, und besitzen alle Teile des tierischen Körpers ebenso wie die Keimzellen die vermehrende und morphogenetische Kraft, die sich aber nicht entfalten kann, weil der Zustand der Körperteile sie hemmt. Diesen Zustand kennen wir noch nicht genauer. Wir wissen aber doch, dass die morphogenetische Kraft in voller Thätigkeit bei Zellen mit geringem

Protoplasma gefunden wird. Es ist sogar in hohem Grade wahrscheinlich, dass die geringe Entwicklung des Protoplasmas im Verhältnis zum Kerne eine unumgängliche Vorbedingung der Morphogenese resp. der Vererbungswirkungen ist. In der That sehen wir, dass der erste Vorgang der Entwicklung — wie ich früher auseinandergesetzt habe (Proc. A. A. A. S. XIX) durch die Zeugung von Zellen mit wenigem Protoplasma ein auffallend gleichmäßiges Gepräge bei den verschiedensten Fällen aufweist. Man vergleiche in dieser Hinsicht die Vegetationspunkte der Pflanzen, die Wurzelknospen von Sprösslingen, die Knospungszonen der Anneliden, die Keimblätter der Wirbeltiere u. a. m. Der Zustand also, der der morphogenetischen oder vererbenden Kraft zu wirken erlaubt, entsteht unter sehr verschiedenen Bedingungen, wovon die Befruchtung des Eies nur eine ist.

Weismann sucht diesen einen Fall (den des befruchteten Eies) durch eine besondere Erklärung, die für keinen anderen Fall Wert besitzt, uns begreiflich zu machen. Da O. Hertwig neulich (Zeit- und Streitfragen, Heft I) klargelegt hat, dass die Weismann'sche Erklärung eine spekulative Annahme sei, die nur durch sehr zahlreiche sich oft widersprechende Hilfsannahmen zu retten ist, so darf ich auf Hertwig's Schrift verweisen, indem ich seiner Kritik beistimme.

Wir wollen aber zu unserem eigentlichen Thema zurückkehren. Es liegt uns zunächst ob zu bestimmen, ob bei den Larven einerseits und bei den Embryonen andererseits der Zustand der Zellen betreffs der Entwicklungsfähigkeit verschieden sei oder nicht. Auf diese Frage müssen wir eine bejahende Antwort erteilen, wozu wir durch folgende Ueberlegungen geführt werden. Soweit wir bis jetzt wissen, sind es hauptsächlich zwei Faktoren, die die Entwicklung hemmen, erstens die Zunahme des Protoplasmas; zweitens, der Fortschritt der Organisation, resp. der Differenzierung. Eben als ich diesen Aufsatz abschließen wollte, erhielt ich durch die Freundlichkeit des Verfassers Nussbaum's Vortrag über die Differenzierung, worin er wesentlich dieselbe Auffassung wie ich verteidigt. Eine solche Uebereinstimmung ist mir von sehr hohem Werte. Kehren wir zum Thema zurück, so sehen wir, dass wir bei Larven mit Tierformen zu thun haben, die durch die eigene Thätigkeit sich zu ernähren und gegen Feinde zu schützen gezwungen sind. Daher sind Larven mit differenzierten Geweben versehen. Bei den Embryonen dagegen wird der Nahrungsstoff einfach vom Eie genommen und die Zellen entwickeln sich lange Zeit, indem sie sich schnell vermehren. Während dieser Vermehrung aber vergrößert sich das Protoplasma der einzelnen Zellen sehr wenig und der Anfang der eigentlichen Differenzierung wird verspätet. Ich glaube, dass man es hier mit ursächlichen Beziehungen zu thun hat. Ich schließe also aus den vorgeführten thatsächlichen Verhältnissen, dass

der wesentlichste bis jetzt bekannte Unterschied zwischen Larven und Embryonen in der verschiedenen Dauer der Periode der Vermehrung der undifferenzierten Zellen gegeben ist. In Folge der kürzeren Dauer der Periode bei Larven ist bei ihnen die Gesamtzahl der undifferenzierten Zellen viel kleiner als bei Embryonen, oder anders gesagt: die Embryonen sind an Material zum Aufbau des fertigen Körpers viel besser als Larven ausgestattet. Es ist ja schon hervorgehoben, dass Embryonen im Allgemeinen bei den höheren Tieren gefunden werden. Diese Thatsache findet ihre Erklärung durch die oben vorggeführten Verhältnisse, indem die vergrößerte Zahl der undifferenzierten (sog. embryonalen) Zellen gerade die nötige Vorbedingung der größeren Verwicklung der Differenzierungen ist, wodurch eben das Tier höher organisiert wird.

Der Klarheit halber habe ich alle Komplikationen, die hier in Betracht kommen, bei Seite gelassen. Es versteht sich wohl von selbst, dass die Beziehungen in mancher Hinsicht gar nicht einfach sind. Trotzdem aber scheint der vorggeführte Hauptschluss ein sicherer Gewinn zu sein.

Ich sehe also den Embryo als eine Vorrichtung an, die die Zunahme der undifferenzierten Zellen bezweckt und folglich eine höhere Organisation ermöglicht. Als Bedingung der Entstehung dieser Vorrichtung erkennen wir die vom Embryo unabhängige Nahrungszufuhr. Von unserem gegenwärtigen Standpunkte ist es gleichgiltig, ob diese Bedingung durch den Eidotter oder durch den Uterus erzeugt sei, obwohl dieser Unterschied von anderen Standpunkten äußerst wichtig sein mag.

Es ist ferner zu bemerken, dass unser neues Verständnis der Bedeutung des Embryos überhaupt auch gegen Weismann's Theorie des Keimplasmas spricht, weil es uns die Wichtigkeit des Zustandes — im Gegensatz zur Annahme eines Keimstoffes resp. Keimplasmas — klar legt. Auch auf diesem Wege erreichen wir dasselbe Endziel, denselben Schluss, nämlich: die Fortpflanzung ist eine Verjüngung und die Verjüngung gibt sich durch die Zeugung von Zellen mit wenigem nicht differenzierten Protoplasma kund. Da verjüngte Zellen bei der ungeschlechtlichen wie bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entstehen und da sie bei Embryonen in viel größerer Zahl als bei Larven entstehen, und da sie ja mitten in die Ontogenie, wie bei den Schmetterlingspuppen, eingeschachtelt werden können, so müssen wir die Verteilung der vererbenden Kraft durch sehr verschiedene Zellen erkennen und gleichmäßige Verteilung durch sämtliche Zellen als wahrscheinlich betrachten. Denselben Schluss hat Hertwig gezogen und mit diesem Schlusse ist die Annahme des Weismann'schen Keimplasmas unvereinbar.

Da Weismann das Problem der Verjüngung vernachlässigt hat,

so musste er bei der Besprechung von Erscheinungen, bei denen die Verjüngung eine Hauptrolle spielt, vielfach irre gehen. Die geringe Aufmerksamkeit, die er der Verjüngung geschenkt hat, macht einen befremdenden Eindruck, wenn man bedenkt, dass sie das zentrale Problem der von ihm behandelten Vererbungsfragen ist.

Die Verjüngung ist eine Haupterscheinung des Lebens, und der verjüngte Zustand der Zelle ist wahrscheinlich eine unumgängliche Vorbedingung der Vererbung. Wir wissen, dass wenigstens ein anatomisches Merkmal des verjüngten Zustandes in dem Uebergewicht des Kernes im Verhältnis zum Protoplasma gegeben ist; ein zweites anatomisches Merkmal erkennen wir im Baue des Protoplasmas, das stets in jungen Zellen ohne Differenzierung bleibt. Das hauptsächlich physiologische Merkmal der verjüngten resp. jungen Zellen, das wir bis jetzt kennen, ist die Fähigkeit der schnellen Vermehrung. So sehen wir bei der geschlechtlichen Verjüngung, dass die Entwicklung des befruchteten Eies mit einer übermäßigen Proliferation der Kerne beginnt, wodurch viele Zellen, jede mit wenigem Protoplasma, erzeugt werden. Erst nachher fängt bei den Metazoen die eigentliche histogene Differenzierung an. Ganz ähnlich verläuft die ungeschlechtliche Verjüngung, die aber noch nicht ausreichend untersucht worden ist.

Nun ist die Differenzierung das Kennzeichen der Vererbung, und kann die Vererbung sich erst vollständig entfalten, nachdem das Alter durch Vergrößerung des Protoplasmas erkennbar geworden ist. Auf der anderen Seite sehen wir die volle Vererbung sich entwickeln, nachdem die Verjüngung vorangegangen ist. Daher gewinnen wir zwei Vorstellungen: erstens, dass die vererbende Kraft zu den innewohnenden und beständigen Eigenschaften der Zellen überhaupt gehört; zweitens, dass die Thätigkeit dieser Kraft durch den Zustand der Zellen gehemmt sein kann. Meine Auffassung lässt sich in folgender Weise ausdrücken: Somatische Zellen sind einfach Zellen, bei denen die Thätigkeit der Vererbung in Folge der Veralterung resp. der Differenzierung gehemmt ist, aber die somatischen Zellen können unter geeigneten Bedingungen in den verjüngten Zustand (*rejuvenated stage*) übergehen, und alsdann die vollkommenste oder wenigstens eine vollkommenere Vererbungsfähigkeit entwickeln.

Die Wichtigkeit der Verjüngung ist ferner auch bei Betrachtung der phylogenetischen Entstehung einzelner Organe zu erkennen. Nehmen wir ein einfaches Beispiel. Wir können ohne Bedenken gewiss annehmen, dass die Ahnen der Säugetiere eine gleichmäßige Oberhaut besaßen, und dass das Haarkleid ein neuer Erwerb sei. Jedes Haar ist das Erzeugnis einer lokalen Wucherung. Untersucht man den Haarkeim, so findet man einen Herd von verjüngten Zellen d. h. Zellen mit wenigem Protoplasma, oder wie wir zu sagen pflegen, Zellen vom

embryonalen Typus. Also die Haarbildung hängt von zahlreichen Verjüngungen ab. Bei der Vermehrung der gestreiften Muskelfasern finden wir die Muskelknospen, die kleine protoplasmatische Gebilde sind, mit verhältnismäßig vielen Kernen versehen. Beobachtet man eine sich entwickelnde Drüse, sagen wir ein Pankreas oder eine Schweißdrüse, so trifft man eine aus verjüngten Zellen bestehende Anlage; die Zellen vermehren sich schnell, und erst nachdem das Organ seiner wesentlichen Form nach gebildet ist, fängt die histogenetische Differenzierung an. Es wäre ein Leichtes, die Zahl der Beispiele tausendfach zu vervielfältigen.

Die Betrachtung der Rolle der Verjüngung bei der Entstehung der Organe führt uns zur **Theorie der Nachauslese** (Post-Selektion). Die Theorie ist eigentlich keineswegs neu, doch möchte ich ihre weittragende Bedeutung mit vielem Nachdruck betonen. Nach dem oben Gesagten können wir die Entstehung eines neuen morphologischen Teiles in zwei Stufen scheiden. Bei der ersten Stufe findet die Erschaffung der Anlage durch Vermehrung der Zellen statt, während erst im Laufe der zweiten Stufe die Differenzierung, wodurch der Teil funktionsfähig wird, vor sich geht. Besonders bei Embryonen prägt sich die zeitliche Trennung der Bildung und der Differenzierung der Anlage aus. Nun liegt es auf der Hand, dass die undifferenzierte Anlage nicht nützlich sein kann, sondern erst später ihre Nützlichkeit gewinnt. Die Bildung der Anlage also entwickelt sich und erhält sich in Folge einer Auslese, die auf die Anlage nur mittelbar wirkt und zwar durch Konservierung des ausgebildeten Teiles. Der vorgeführte Begriff ist ein sehr einfacher und meinem Dafürhalten nach eine notwendige Folge unserer Kenntnisse. Für den Begriff fehlte bis jetzt eine Name, daher schlage ich die Bezeichnung „**Nachauslese**“ („Post-Selektion“) vor. Um ein Missverständnis zu vermeiden, will ich noch ein Beispiel der „Post-Selektion“ geben. Eine parasitische Wespe legt ihre Eier in einem bestimmten Laube ab; die Mutterwespe gewinnt dadurch keinen Vorteil; die natürliche Auswahl trifft nicht sie, sondern erst ihre Nachkommenschaft, die Wespenlarve. Nichtsdestoweniger herrscht „Survival of the fittest“.

Zum Schlusse möchte ich die Aufmerksamkeit meiner Leser auf ein Problem hinlenken, das, soweit ich die biologische Litteratur kenne, fast unbeachtet geblieben ist. Dasselbe scheint mir jedoch eines der Hauptprobleme der Evolutionslehre zu sein, indem wir die Entstehung der höheren Organismen erst dann werden verstehen können, wann das betreffende Problem gelöst sein wird. Ich meine das Problem der verlorenen Charaktere. Alle Welt schreibt von der Entstehung neuer Organe und wir disputieren mit lebhaftem Vergnügen über erworbene Eigenschaften. Wenn wir aber die Verhältnisse genauer überlegen so erkennen wir, dass der Verlust von Ahnencharak-

teren fast von gleicher Bedeutung wie der Erwerb neuer Charaktere für die Bildung der neuen Arten ist. Wir nehmen an, dass der Mensch fischähnliche Ahnen gehabt habe, und wir bestärken uns in diesem Glauben durch den oft gezogenen Vergleich zwischen den menschlichen Embryonen einerseits und dem erwachsenen Fische andererseits. Macht man aber den Vergleich in völlig unparteiischem Sinne, so muss man zugeben, dass fast Alles, was für den Fisch am meisten charakteristisch ist, beim menschlichen Embryo geradezu fehlt. Nehmen wir den Embryo in dem Stadium der höchsten Entwicklung der Kiemen-spalten, so finden wir folgende Verhältnisse: Er hat nicht gestreckte Form sondern ist zusammengerollt, und dieses Zusammenrollen ist notwendig um die richtige Verteilung der menschlichen Nerven, Blutgefäße u. s. w. zu Stande zu bringen. Die Kiemen-spalten bleiben geschlossen; Kiemen fehlen; der Verdauungskanal hat keine Drüsen; die Epidermis bildet keine Schuppen; die Chorda dorsalis ist keine mächtige Axe, sondern ein winziger Zellstrang. Kurz gesagt: das biogenetische Grundgesetz (Recapitulation Theory von Baer's, larv nach Adam Sedgwick) ist kaum halb wahr. Diesen Schluss habe ich in einem im Dezember 1893 vor der Amerikanischen morphologischen Gesellschaft gehaltenen Vortrag verteidigt. Seitdem und ganz unabhängig von mir ist Adam Sedgwick zu einer ähnlichen Auffassung gelangt; man sehe „On the larv of development etc.“. Quarterly Journ. Microsc. Science, XXXVI, 35. Die Uebereinstimmung ist mir sehr willkommen. Wäre es nicht, dass die Abweichungen, wie oben gesagt, so sehr überwiegen, so gebe es einen Embryo überhaupt nicht, und daher auch keinen Menschen, denn die erwachsene Form ist eine Folge der embryonalen, und der Embryo ist bestimmt die mechanische Ursache des erwachsenen Körpers zu sein. Wie sind nun die Fischcharaktere zum Verschwinden gebracht? Die Frage bleibt ohne Antwort. Es wird vielleicht erwidert: „Durch Nichtgebrauch“ oder „durch Panmixie“ aber „Nichtgebrauch“ ist bloß eine Bezeichnung nicht eine Erklärung der Erscheinung, „Panmixie“ ist eine Hypothese, die auf Nichts gebaut ist. In der That nimmt sie an, dass die Varianten immer in der Mehrzahl unter dem durch natürliche Züchtung erhaltenen Wert vorkommen, und folglich, wenn die Wirkung der natürlichen Auswahl aufgehoben wird, wie beim Nichtgebrauch, die bloße Variation den betreffenden Charakter zum Verschwinden bringt. Es ist sehr bezeichnend für den Weismann'schen Gedankengang, dass er ganz und gar unterlassen hat zu bestimmen, ob seine Annahme richtig sei, und doch Panmixie als bewiesenes Gesetz in seinem Buche „Das Keimplasma“ vorführt. Thatsächlich aber ist seine Annahme falsch, wie schon die vorliegende Statistik der Variationen beweist, und es ist ebenso wahrscheinlich, dass die bloße Variation einen Charakter vergrößert wie vermindert.

Kehren wir zum Embryo zurück! Ich stelle folgende Hypothese auf:

Der Verlust der Ahnencharaktere im Embryo ist durch die Nachauslese bewirkt, indem die Zellen in dem verjüngten Zustande erhalten werden, damit sie nachher die neue Differenzierung bewerkstelligen können.

Dieser Schluss folgt direkt aus den vorhergehenden Betrachtungen und braucht daher keine weitere Verteidigung.

IV. Schlussbemerkungen.

Die in den vorangehenden Abschnitten vorgetragenen Anschauungen hängen unter einander in engster Weise zusammen, indem sie in ihrer Gesamtheit unseren Begriff des Vorganges der Vererbung bestimmen. Der Begriff bezieht sich nur auf den Vorgang nicht aber auf das Wesen und die Ursache der Vererbung. Meiner Auffassung nach besteht die Vererbung in allen Zellen, aber ihre Wirkung wird durch Organisation der lebenden Materie gehemmt und kann sich nur durch embryonale Zellen vollständig entwickeln; embryonale Zellen entstehen unter sehr verschiedenen Bedingungen. Von dieser Auffassung ist neu die Bedeutung der embryonalen Zellen. Embryonale Zellen bezeichne ich lieber als verjüngte Zellen.

Die oben angegebene Auffassung ist eine unumgängliche Schlussfolgerung aus den bekannten Thatsachen und besteht in absolutem Widerspruch mit der Weismann'schen Theorie des Keimplasmas.

Ich habe die sämtlichen bis jetzt erschienenen Schriften, worin Weismann seine Hypothesen der Vererbung behandelt, mit größter Gewissenhaftigkeit durchgelesen. Davon habe ich den Eindruck gewonnen, dass seine „Theorie des Keimplasmas“ eigentlich nur den persönlichen Neigungen seines Verteidigers entspreche und in keiner Weise eine logische Schlussziehung aus zusammengestellten Thatsachen sei. Die Annahme eines Unterschiedes zwischen Keimplasma und histogenem Plasma erklärt Nichts — auch nach Weismann's eigener Darstellung Nichts —, denn die angeblichen Erscheinungen, die durch die betreffende Annahme erklärt werden sollen, existieren nach Weismann nicht. Die Sachlage nach ihm ist: Die durch das Keimplasma hervorgerufenen Erscheinungen kommen bei den somatischen Zellen nicht vor, daher ist ihr Plasma ein anderes, namentlich histogenes; und ferner, es kommen diese Erscheinungen auch bei somatischen Zellen vor, daher haben sie auch Keimplasma. Ich möchte auch ferner darauf aufmerksam machen, dass Weismann keine Beobachtungen mitteilt die seine Grundannahme unterstützen. Seine Auffassung ist in höchstem Grade mystisch. In Weismann's „Keimplasma“ findet man eine Annahme nach der anderen, um seine erste Grundannahme — Keimplasma und histogenes Plasma seien besondere und gesonderte Stoffe — aufrecht zu erhalten. Ich fordere Weismann auf, seine sämtlichen Annahmen bei Seite zu lassen, und uns ausschließlich

die Thatsachen vorzuführen, die seine „Theorie des Keimplasmas“ stützen. Dann wird er wohl erfahren, wie es andere Forscher schon erfahren haben, dass seine Hypothesen ohne genügende Grundlage aufgebaut worden sind.

Wie vollkommen Alles bei Weismann von der spekulierenden Phantasie geschaffen wird, wird dem Forscher klar, wenn er nach der Möglichkeit der Prüfung der Existenz der behaupteten „Iden“, „Biophoren“, „Determinanten“ u. s. m. fragt. Eine Prüfung — sei es durch Beobachtung, sei es durch Experimente ist nicht nur von Weismann eigentlich nicht versucht worden, sondern ist überhaupt unmöglich. Seine Vorstellungen liegen weit jenseits unsrer gegenwärtigen menschlichen Forschungsmittel.

Es ist an der Zeit, dass eine „Theorie“, die irre leitet, die ohne wissenschaftliche Berechtigung entstanden ist, und die trotzdem von ihrem Urheber immer wieder in den Vordergrund gedrängt wird, endgiltig beseitigt werde. Daher ist es eine wissenschaftliche Pflicht, sich in bestimmtester Weise gegen die Weismann'sche „Theorie“ zu äußern, denn nur so kann es bekannt werden, dass diejenigen, die sich speziell mit dem Problem der Vererbung beschäftigt haben, die Weismann'sche „Theorie des Keimplasmas“ unumwunden verwerfen.

Harvard Medical School. Boston, Massachusetts. 14. Febr. 1895.

Allgemeine Physiologie.

Max Verworn, Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Gr. 8. XI u. 584 Stn. Mit 270 Abbildungen. Jena. G. Fischer 1895.

Herr Verworn, welchem wir mehrere wertvolle Beiträge zur Physiologie niederer Lebewesen verdanken, hat es unternommen, die „allgemeinen Probleme und Thatsachen, Theorien und Hypothesen vom Wesen des Lebens nach zellularphysiologischen Gesichtspunkten in einheitlicher Weise zu bearbeiten“. Zu diesem Zwecke bringt er alles, was er selbst an einfachen Lebewesen, Amöben, Rhizopoden u. s. w., beobachtet, mit den Ergebnissen sehr ausgedehnter litterarischer Studien in systematischer Ordnung zusammen und sucht daraus zu einer einheitlichen Auffassung des Wesens des Lebens zu gelangen.

Er gliedert den Stoff in 6 Kapitel: 1) Von den Zielen und Wegen der physiologischen Forschung. 2) Von der lebendigen Substanz. 3) Von den elementaren Lebenserscheinungen. 4) Von den allgemeinen Lebensbedingungen. 5) Von den Reizen und ihren Wirkungen. 6) Vom Mechanismus des Lebens. Bei dieser Einteilung ist es ihm leider nicht gelungen, vielfache Wiederholungen zu vermeiden, welche sich wohl aus dem langsamen Entstehen des Werkes (er gibt in der Vorrede an, dass er 1892 mit dem Niederschreiben begann) erklären, welche sich aber bei einer völligen Ueberarbeitung zum Vorteil des Ganzen hätten beseitigen lassen. Bei allem Dankgefühl gegen den Verfasser, welcher uns ein reiches Material von Thatsachen und Gedanken zur weiteren Benutzung darbietet, kann ich

doch nicht umhin zu bedauern, dass er sich nicht die Zeit zu einer solchen Ueberarbeitung genommen hat. Der äußere Umfang des Werkes hätte sich dann auch merklich verkleinern lassen. Denn der Verf. wiederholt sich nicht nur an verschiedenen Stellen seines Buches häufig, sondern er liebt es auch, denselben Gedanken mehrmals hintereinander mit nur wenig veränderten Worten auszudrücken, was den Leser ermüdet, ohne die Klarheit zu fördern. Gerade weil ich Herrn V.'s Verdienste voll anerkenne, glaube ich auch mit dem, was ich an seinem Werke auszusetzen habe, nicht zurückhalten zu sollen. Je ausführlicher ich das thue, um so mehr will ich damit ausdrücken, wie sehr ich seine Arbeit achte.

Herr V. ist der Ansicht, dass sich die Methode der Forschung in der heutigen Physiologie erschöpft habe und dass neue Wege eingeschlagen werden müssen, um dem Ziele, der Erforschung des Lebens, näher zu kommen. Diese neuen Wege sieht er erstens in der Schöpfung einer Zellphysiologie im Gegensatz zur bisherigen Organphysiologie, zweitens in der vergleichenden Physiologie, welche an Joh. Müller anzuknüpfen habe, drittens in der Betonung des psychologischen Moments. Er hat diese etwas herbe Kritik der jetzigen Physiologie schon in einem Aufsatz in der amerikanischen Zeitschrift „Monist“ veröffentlicht, welchen ich nur in dem (vielleicht unvollständigen) Abdruck in „Nature“ kennen gelernt habe, und wiederholt sie in seinem ersten Kapitel. Nun bin ich zwar auch der Ansicht, dass die Physiologie die Pflicht habe, sich der genaueren Erforschung der Vorgänge in den Zellen zuzuwenden und habe dies u. a. in meinem Vortrage über Lavoisier ausdrücklich ausgesprochen¹⁾. Ich glaube also von dem Verdachte frei zu sein, dass ich die Zellphysiologie nicht genügend würdige. Aber dennoch kann ich Herrn V. nur in sehr beschränktem Maße zustimmen. Erstlich übersieht er oder erwähnt wenigstens nicht, dass sich zwischen Zelle und Organ noch die Zwischenstufe des Gewebes einschiebt. Und gerade auf dem Gebiet der Gewebephysiologie hat die letzte, nach Joh. Müller beginnende Periode der physiologischen Forschung so viele und schöne Erfolge gezeitigt, dass unsere Anschauungen durch sie vielfach umgestaltet, jedenfalls wesentlich erweitert worden sind. Der Zufall wollte es, dass gerade während ich noch mit dem Studium des Verworn'schen Werkes beschäftigt war, von demselben Verlage ein Werk des Herrn Biedermann ausgegeben wurde²⁾, auf dessen erster Seite folgendes zu lesen ist:

„Während es in der Morphologie als selbstverständlich gilt, dass die Betrachtung vom Einfachen zum Komplizierteren fortschreiten müsse, lehrt sowohl die Erfahrung wie einfache Ueberlegung, dass in der Physiologie vielfach der umgekehrte Weg erfolgreicher ist und rascher zum Ziele führt, was teils auf der Eigenart der anzuwendenden Untersuchungsmethoden beruht, andernteils aber in der physiologischen Differenzierung der einzelnen Elementarbestandteile begründet liegt. Nicht immer ist das morphologisch Einfachere auch physiologisch am durchsichtigsten, ja man könnte in gewissem Sinne eher das Gegenteil behaupten. Wenn es richtig ist, dass im nicht weiter differenzierten Plasma etwa einer Amöbe alle Funktionen höher entwickelter, vielzelliger Organismen so zu sagen *potentia* schlummern, so verbirgt sich unter der scheinbaren Einfachheit eine Mannig-

1) Vergl. Biolog. Centralblatt, Bd. X, S. 531.

2) W. Biedermann, Elektrophysiologie. Erste Abteilung.

fähigkeit der physiologischen Leistungen, die nicht zu vergleichen ist mit dem Falle, wo eine Zellenart nur einer ganz bestimmten Funktion angepasst erscheint, wie etwa eine Muskelzelle der Kontraktion, eine Drüsenzelle der Sekretion u. s. w. Offenbar ist aber mehr Aussicht vorhanden, in einem solchen Falle etwas Genaueres über das eigentliche Wesen der betreffenden physiologischen Funktion zu erfahren, als wenn man sich an Elementarorganismen wendet, deren Plasma noch in gleicher Weise den verschiedensten Leistungen dient. So verspricht sicher das Studium der Drüsenzellen und Drüsen besseren Aufschluss über den Absonderungsvorgang, als etwa die Untersuchung derartiger Prozesse an einzelligen Organismen, und die Muskelphysiologie hat unsre Kenntnisse über den Kontraktionsvorgang und die sich dabei abspielenden Vorgänge unendlich mehr gefördert, als es jemals die mikroskopische Untersuchung niederer Organismen allein würde haben erreichen können“.

Ich habe diese Stelle hierhergesetzt, weil sie genau das ausdrückt, was ich auch sagen wollte, und fast mit denselben Worten. Und das weitere Studium des Verworn'schen Werkes bestätigt nur noch mehr die hier ausgesprochenen Ansichten. Man kann geradezu behaupten, dass wenn die Physiologie nicht schon vorher durch das Studium der Gewebe mit ihren ausgesprochenen, spezifizierten Eigenschaften zur Kenntnis derselben gelangt wäre, sie schwerlich je oder doch vielleicht nur sehr spät und mit großen Schwierigkeiten zur Erkenntnis aller dieser in den freilebenden Zellen in unentwickeltem Grade vorhandenen Fähigkeiten gelangt wäre. Fast auf jeder Seite des Buches zeigt es sich, dass, was man an diesen Organismen erkennen kann, im Grunde genommen nur ein Wiedererkennen ist, erleichtert eben durch den Umstand, dass man es anderwärts schon in viel vollkommenerer Weise erkannt hat. Nehmen wir z. B. den Stoffwechsel. Wer würde der Amöbe ansehen, dass sie O aufnimmt und CO₂ abgibt? Wenn wir es bestimmt behaupten, thun wir es doch mehr nur aus Analogie, weil wir es eben von Zellkomplexen erfahren haben. Und das gleiche gilt von allen anderen Vorgängen des Stoffwechsels. Mikrochemische Reaktionen, die uns an einer einzelnen, freilebenden Zelle etwas Neues lehren könnten, gibt es nicht. Nur was wir aus Massenuntersuchungen erfahren haben, können wir auch an der Einzelzelle als wahrscheinlich vorhanden gelten lassen. Ja selbst das Phänomen der Kontraktilität, welches Herr V. durch seine Untersuchungen so vielfach gefördert hat, würde schwerlich nur aus Untersuchungen an Amöben u. s. w. zu seiner heutigen Gestalt gekommen sein. Ich muss es unterlassen, genauer auf die Fragen einzugehen, welche mit diesem Phänomen verknüpft sind, insbesondere zu untersuchen, ob Herrn V.'s Versuch, die an niederen Organismen gewonnenen Anschauungen auch auf die Muskelfaser zu übertragen¹⁾, welchen er auch in dem neuen Buche wiederholt, schon für abgeschlossen gelten kann. Soviel steht aber fest, dass die Untersuchungen an den Muskeln nicht hätten entbehrt und durch Beobachtungen an den kontraktilen Substanzen niederer Tiere allein ersetzt werden können.

Ob die Organphysiologie sich erschöpft hat und in Zukunft fruchtlos sein wird, vermag niemand vorauszusagen. Sicher aber haben die komplizierten Vorgänge, welche in einem Säugetier oder im Menschen vorgehen, gerade so gut ein Anrecht, möglichst genau erforscht zu werden,

1) Vergl. Biol. Centralblatt, Bd. XII, S. 744.

wie die einfachern an der Zelle, ganz abgesehen natürlich von dem praktischen Interesse für die Medizin. Ich bin aber auch der Ansicht, dass die genauere Verfolgung der verwickelten Erscheinungen an den höheren Organismen, bei denen nicht nur die Eigenschaften der Gewebe in höherem Grade ausgebildet (differenziert) sind als bei den niederen, sondern auch auf das mannigfaltigste ineinander greifen, uns auf Probleme führt, von denen wir, wenn es nur eine Physiologie der Protozoen gäbe, keine Ahnung haben könnten. Ich erinnere nur an das, was wir Automatie und Hemmung nennen. Wer eine Dynamomaschine studiert, muss selbstverständlich die allgemeinen Gesetze der Elektrizität schon kennen; aber hat nicht gerade diese Maschine neue Gesichtspunkte eröffnet und dazu beigetragen, Grundphänomene der Elektrizitätslehre von neuen Standpunkten aus zu erforschen und aufzuhellen? Würde Hertz ohne Induktorkien im stande gewesen sein, die intermittierenden Entladungen herzustellen, deren er bedurfte, um die Undulationstheorie für die elektrischen Erscheinungen durch Versuche zu prüfen? Was in der Physik die komplizierten Apparate sind, das sind aber in der Physiologie die komplizierten Tiere. Sie zeigen uns Erscheinungen, welche an den einfacher gebauten Tieren gar nicht oder doch nur so undeutlich auftreten, dass wir nichts damit anfangen können. Um sie kennen zu lernen, müssen wir sie in ihre Komponenten zerlegen, auf die Grundphänomene zurückführen. Und wenn uns das gelungen ist, dann erkennen wir diese Grundphänomene auch in jenen einfacheren Lebensvorgängen bei Protozoen oder an amöboiden Zellen zum Teil wieder. Freilich, „das Geheimnis des Lebens“ wird durch Untersuchung des Atmungsvorgangs beim Kaninchen nicht ergründet, aber ebensowenig durch Beobachtungen an der Amöbe. Das Leben ist kein einheitlicher Vorgang, welchen man durch eine einfache oder verwickelte Formel ausdrücken könnte, sondern eine Summe von Vorgängen, schon bei der Amöbe von höchster Komplikation. Aber jeder Lebensvorgang bietet das gleiche Interesse. Und darum gerade bin ich ebenso wie Herr Verworn der Ansicht, dass auch die vergleichende Physiologie gepflegt werden soll. Aber freilich, die vergleichende Physiologie, welche ich meine, wäre nicht ganz diejenige von Rudolphi und Joh. Müller. Bei den großen Lücken, welche naturgemäß die Kenntnis der Funktionen zur Zeit dieser Forscher aufwies, musste die vergleichende Betrachtung der Formen herangezogen werden, um durch Analogieschlüsse hypothetische Ansichten über die Funktionen der Organe aufstellen zu können. Heutzutage müsste überall die experimentelle Prüfung zu Hilfe genommen werden, um jene Analogieschlüsse auf ihre Haltbarkeit zu prüfen. Ein ungeheures Arbeitsgebiet liegt da vor uns, auf dem, dank den biologischen Stationen, die ersten Schritte eben geschehen sind. Dies Gebiet zu bearbeiten wird die Aufgabe vieler Jahre sein. Aber darüber darf der weitere Ausbau der „Organphysiologie“ dennoch nicht vernachlässigt werden.

Was endlich Herrn Verworn's Auffassung aller Wissenschaft als Psychologie anlangt, so kann ich kurz über dieselbe weggehen. Gewiss besteht alle unsere Erkenntnis nur in unseren Bewusstseinszuständen, aber deswegen kann man doch nicht behaupten, dass alle Wissenschaft „nur Psychologie“ sei. Ob es eine reelle Welt außerhalb unsrer Vorstellungen gibt oder nicht gibt, ist für die Wissenschaft, welche die Erscheinungen dieser Welt, so wie sie sich unserem Bewusstsein darbieten,

erforscht, gleichgiltig. Man könnte, mit Anlehnung an ein bekanntes Wort sagen: wenn es keine reale Welt gibt, so muss man sie, wenn man Naturwissenschaft treiben will, erfinden. Und so verfährt ja auch Herr V. Auf seine Darstellung hat der absolute Subjektivismus, zu welchem er sich bekennt, weiter keinen Einfluss. Wenn er eine seiner früheren Arbeiten unter dem Titel „psycho-physiologische Protistenstudien“ veröffentlicht hat, so wird jeder Physiologe jenen Versuch, den psychischen Vorgängen bei den niedersten Lebewesen etwas näher zu treten, mit Interesse verfolgt haben, auch wenn er nicht auf V.'s hylozoischem Standpunkte steht. Dass aber Herr V. den Physiologen den Vorwurf macht, sie wollten von der Psychologie nichts wissen, ist gewiss ungerechtfertigt. Nur die für das Forschen unbedingt notwendige Arbeitsteilung bringt es mit sich, dass die Psychologie getrennt bearbeitet werden muss.

Es kann natürlich nicht meine Absicht sein, alle Teile des Verworn'schen Buches mit einem ausführlichen Kommentar zu begleiten, zumal es sich bei den Kapiteln 2—6 mehr um die Darstellung schon bekannter Thatsachen handelt, wobei freilich die Ergebnisse der eigenen Arbeiten des Herrn Verf. einen verhältnismässig breiten Raum einnehmen. Selbst da, wo ich etwa in diesem oder jenem Punkte anderer Ansicht bin als Herr V., handelt es sich meistens nicht um Fragen von grundlegender Bedeutung. Nur gegen die allzu hypothetischen und m. E. zu wenig begründeten Vorstellungen über die „Biogene“ und ihren Stoffwechsel und alles, was aus diesen Annahmen gefolgert wird, möchte ich mein Bedenken nicht verschweigen. Ich finde nicht, dass durch solche Annahmen irgend ein Vorgang des Lebens wesentlich an Verständlichkeit gewinnt. Auch die einseitige Betonung des flüssigen Aggregatzustands des Protoplasmas und der Versuch, damit die Thatsache der Struktur in Einklang zu bringen, erscheint mir nicht glücklich. Die Schwierigkeiten werden geringer, wenn man das Protoplasma als ein, allerdings sehr spärliches Gerüst fester, mit Wasser durchtränkter Substanz auffasst. Dass auch beim Aufbau der höchstkomplizierten Proteide chemische Energie frei werde, ist wohl nicht anzunehmen. Ebenso wenig kann ich mich mit den Spekulationen über die Quelle der Muskelkraft befreunden, nach denen bei der Muskelthätigkeit das lebendige Eiweißmolekul zerfallen und der stickstoffhaltige Rest die verloren gegangenen stickstofffreien Atomgruppen auf Kosten der Nahrung immer wieder regenerieren soll. Endlich ist im letzten Abschnitt des letzten Kapitels (die Verfassungsverhältnisse des Zellenstaats) der Vergleich mit Republik und Despotie als verfehlt zu bezeichnen. Nicht um „Verfassung“ handelt es sich bei dem Zellenstaat, sondern um „Arbeitsteilung“. Die einzelnen Zellen werden im Lauf der Entwicklung ungleich in ihren Funktionen, indem sie einzelne der gemeinsamen Eigenschaften verlieren, andre besonders ausbilden. Die einfacheren Lebewesen gleichen Gesellschaften mit geringer, die komplizierten den Gesellschaften mit ausgebildeter Arbeitsteilung. Diesen alten Vergleich benutzt ja auch Herr V. unmittelbar nachher, wozu also der andere, doch nur irreführende?

Wie wenig das Studium der einzelligen und der ihnen nahestehenden einfacheren Lebewesen allein im Stande wäre, die Aufgaben der Physiologie zu lösen, das sieht man recht deutlich an den wenigen Seiten, welche Herr V. dem Nervensystem widmet, und das Wenige, dort Gesagte ist doch auch zum allergrößten Teile aus den Ergebnissen der „Organphysio-

logie“ entnommen. Wenn auch nach Herrn V. die gesamte Materie als „beseelt“ zu betrachten ist, so bleiben doch unleugbar die seelischen Funktionen in ihrer reichsten und reifsten Entfaltung an das Nervensystem gebunden und dieses kann man nur an höheren Tieren erforschen. Selbst die Natur des Reflexbogens, für welche Herr V. als Beispiel das Poteriodendron heranzieht, würde an diesem schwerlich erkannt worden sein, wenn man sie nicht am Frosch oder Kaninchen vorher kennen gelernt hätte, und ebenso steht es wohl auch mit anderen Vorgängen, z. B. dem der Sekretion. Auf die chemischen Vorgänge in den Zellen können wir, wie schon oben bemerkt wurde, nur Schlüsse ziehen aus Untersuchungen, die an größeren Komplexen von Zellen, d. h. in der Regel an Organen gewonnen sind. Kurz, wir sehen, die Zellphysiologie ist von der gesamten Physiologie nicht zu trennen. Sie verspricht uns nicht die Aufschlüsselung ganz neuer Erkenntnisquellen, sondern sie ergänzt nur, was wir sonst erfahren können. Wir werden ihre Erfolge dankbar begrüßen, aber wir werden uns wohl hüten, die Schiffe der „Organphysiologie“ hinter uns zu verbrennen, um uns auf dem noch unfertigen Nachen der „Zellphysiologie“ auf das weite Meer der „Lehre vom Leben“ zu wagen.

J. Rosenthal.

Dubois, *Pithecanthropus erectus*, eine menschenähnliche Uebergangsform aus Java.

Batavia, Landesdruckerei 1894.

In der linken Uferwand des Bengawan, eines Flusses in der Residentchaft Madiun in West-Java wurde von Dubois 12—15 Meter unter der Ebene, in welche das Bett des Flusses eingeschnitten ist, im September 1891 ein Backenzahn [der dritte obere Molar der rechten Seite] und einen Monat später, nur 1 Meter weit von der ersten Fundstelle und im gleichen Niveau ein Schädeldach gefunden. Bei erneuten Nachgrabungen stieß er im August 1892 15 Meter stromaufwärts, ebenfalls in dem Niveau der früheren Funde, auf einen linken Oberschenkelknochen, der nach der Ansicht von Dubois demselben Individuum angehört wie die beiden anderen Skelettstücke. Dieses Femur besitzt in seiner oberen Hälfte eine pathologische Knochenwucherung, welche infolge einer Verletzung des Periosts durch einen von außen eingedrungenen spitzen Körper entstanden zu sein scheint. Die Knochen führende Schicht besteht aus fluviatilen vulkanischen Tuffen und Thonsteinen, die entweder dem jüngeren Pliocän oder dem ältesten Pleistocän angehören. Ihr Liegendes bilden diskordant gerichtete jungtertiäre marine Mergel und Kalksteine, deren Alter aber noch nicht festgestellt werden konnte.

Ob die im Titel ausgesprochene Annahme von Dubois, dass er die lang gesuchte Uebergangsform zwischen Affen und Menschen nun wirklich gefunden habe, berechtigt ist, wird wohl so lange zweifelhaft bleiben müssen, bis neue Funde weiteres Material zur Lösung der Frage zu Tage gefördert haben werden. Die von den Anthropologen gegen die von dem holländischen Forscher vertretene Auffassung geltend gemachten Einwände beruhen einerseits darauf, dass die Zusammengehörigkeit der gefundenen Skelettteile nicht sicher erwiesen ist, denn der Oberschenkel könne einem Menschen, das Schädeldach und der Zahn einem Affen angehört haben. Andererseits aber seien selbst in dem Falle, dass die drei Stücke doch von ein und demselben Individuum stammten, die von Dubois angestellten Berechnungen des Inhaltes der Schädelhöhle und andere, hauptsächlich auf den Bau des Femur gegründete Folgerungen doch nicht völlig beweisend für die Behauptung, dass *Pithecanthropus* einen aufrechten Gang gehabt habe und dem Menschen näher stehe als irgend eine der bisher entdeckten Affenformen.

Veigt (Bonn).

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. August 1895.

Nr. 16.

Inhalt: Kohl, Eine neue Theorie der Mechanik der Reizkrümmungen pflanzlicher Organe. — Sniezek, Bemerkungen zu den jüngst aufgestellten *Brachionus*-Arten. — Wasmann, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. — Litteraturnachtrag und Berichtigungen. — 67. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Lübeck.

Eine neue Theorie der Mechanik der Reizkrümmungen pflanzlicher Organe.

Kohl F. G., Die Mechanik der Reizkrümmungen. 94 Seiten, 8°, mit 19 Textfiguren und 6 Tafeln. Marburg 1894.

In die Mechanik der durch äußere Reizursachen bewirkten (geotropischen, heliotropischen etc.) Krümmungen wachsender pflanzlicher Organe besitzen wir, trotz vieler darauf gerichteter Untersuchungen, immer noch eine nur mangelhafte Einsicht. Als nächste Ursache der Krümmung wird heutzutage wohl ziemlich allgemein das auf verschiedenen Seiten des Organs ungleich intensive Längenwachstum angenommen; die einseitig angreifende Reizursache, also etwa die Schwerkraft, beeinflusst das ursprünglich allseitig gleichmäßige Längenwachstum des Organs derart, dass dasselbe auf der späteren Konkavseite herabgesetzt, auf der späteren Konvexseite gesteigert wird. Wie überhaupt die Streckung zunächst auf einer Dehnung der Zellmembranen durch den Turgor beruht, welche alsdann durch Flächenwachstum der Membran fixiert wird, so beruht auch die Krümmung zunächst auf einer ungleich starken Turgordehnung der Zellmembranen auf der Konvex- und Konkavseite; daher werden junge Krümmungen bei Aufhebung der Turgordehnung durch Plasmolyse ganz oder nahezu ausgeglichen, während später, wenn die ungleiche Dehnung der Membranen bereits durch Flächenwachstum fixiert worden ist, die Krümmung durch Plasmolyse nur noch wenig vermindert wird. De Vries, welcher die letztgenannten Thatsachen entdeckte, glaubte die Ursache der ungleichen

Turgordehnung in einer Turgorsteigerung an der Konvexseite sehen zu müssen. Da aber auf diese Weise die Krümmung einzelliger Organe nicht zu erklären ist, und da ferner seitdem nachgewiesen worden ist, dass bei vielzelligen Organen die supponierte Turgorsteigerung an der Konvexseite nicht vorhanden ist, so musste diese Erklärung fallen gelassen werden; man griff nun zu der nächstliegenden Annahme, dass die ungleiche Turgordehnung ihren Grund in einer ungleichen Dehnbarkeit der Zellmembranen der Konvex- und Konkavseite habe. Hierüber dürfte bis jetzt unter den Physiologen Uebereinstimmung geherrscht haben. Bezüglich der weiteren Frage aber, wie diese ungleiche Membrandehnbarkeit ihrerseits zu stande komme, wurden im letzten Jahrzehnt zwei verschiedene Ansichten aufgestellt, auf die wir kurz eingehen müssen.

Die erste Theorie ging von Wortmann aus. Fußend auf der zuerst von Kohl beobachteten Thatsache, dass bei sich krümmenden einzelligen Organen (Sporangienträger von *Phycomyces*) eine Ansammlung von Protoplasma an der Konkavseite stattfindet und die Membran hierselbst sich verdickt, nimmt Wortmann an, dass auch bei vielzelligen Organen infolge des Reizes eine Wanderung des mit Membranbaustoffen beladenen Plasmas quer durch das Organ nach der späteren Konkavseite stattfindet, dass infolge der Plasmaansammlung die Membranen hier stärker verdickt und daher weniger dehnbar werden. Diese auf den ersten Blick bestechend erscheinende Erklärung stieß jedoch auf eine Reihe von Einwänden, und dürfte jetzt allgemein (wohl auch ihren Autor nicht ausgenommen) verlassen worden sein. — Im Gegensatz zu Wortmann verlegte Noll die Aenderung der Membrandehnbarkeit in die Konvexseite; in einer nicht näher bekannten Weise bewirke der Reiz durch Vermittelung des Plasmas eine Steigerung der Duktilität der Zellmembranen an der späteren Konvexseite. Aktiv ist hiernach bei der Krümmung nur die Konvexseite; durch ihr Ausdehnungsbestreben wird die Konkavseite passiv zusammengedrückt, weshalb es in letzterer zu Verkürzung und Faltenbildung kommen kann.

Kohl stellt nun in der zu besprechenden Schrift eine völlig abweichende Theorie der Krümmungsmechanik auf; er nimmt keinerlei Dehnbarkeitsänderungen der Membranen an, sondern führt den ganzen Vorgang auf eine infolge des Reizes eintretende Turgorsteigerung an der späteren Konkavseite zurück. Im allgemeinen Teil gibt Verf. zunächst eine aprioristische Darlegung seiner Theorie und sucht dann in den einzelnen Kapiteln des speziellen Teiles experimentell nachzuweisen, dass die Thatsachen mit seiner Theorie, und zwar nur mit dieser allein, in Einklang sind. Diesem Gange der Darstellung wollen auch wir im Allgemeinen folgen; dabei wollen wir uns der Einfachheit halber an das Beispiel des negativen Geotropismus halten, mit dem auch Verf. fast ausschließlich experimentiert hat.

Legt man einen geotropischen Stengel horizontal, so erfolgt vor allem eine Steigerung des Turgors an dessen Oberseite. Nun sollen nach Köhl die Zellmembranen in der Querrichtung (infolge der Anwesenheit von längsverlaufenden Interzellularen) dehnbarer sein als in der Längsrichtung; in letzterer sind sie durch den bereits vorhandenen Turgor soweit als überhaupt möglich gedehnt, die weitere Turgorzunahme kann nur noch eine Dehnung in der Querrichtung zur Folge haben. Dies führt zu einer Verkürzung der Zellen, indem die vorher ungefähr zylindrischen Zellen infolge der Querdehnung Tonnenform annehmen. Die sich verkürzende Oberseite übt einen Längszug auf die Unterseite aus und bewirkt eine mechanische, rein passive Dehnung derselben.

Die charakteristischen Hauptpunkte dieser Theorie sind (außer dem bereits oben hervorgehobenen) folgende: Erstens die völlige kausale Unabhängigkeit des Krümmungsvorganges vom Wachstum; das an sich ringsum gleich intensiv bleibende Wachstum addiert sich nach des Verf. Vorstellung nur zu den durch die Reizkrümmung bewirkten Längenänderungen hinzu, wobei es die stattfindende Verkürzung der Konkavseite vermindert, aufhebt oder überwiegt, je nachdem wie stark die Verkürzung und das Wachstum sind; auch wird natürlich die erfolgte Krümmung später durch Wachstum fixiert. Zweitens die behauptete aktive Verkürzung der Zellen der Konkavseite und die Verlegung der aktiven Rolle bei der Krümmung ausschließlich in die Konkavseite.

Von den Voraussetzungen der Theorie werden zwei, nämlich die Turgorsteigerung an der Konkavseite und die Verkürzung der Zellen daselbst, experimentell gestützt (s. weiter unten); der vom Verf. konstruierte Kausalnexus zwischen beiden Thatsachen erscheint aber schon auf den ersten Blick als höchst geschraubt, und bei näherer Ueberlegung erweist sich die ganze Konstruktion als völlig unhaltbar; nur die Rücksicht auf den Raum verhindert uns dies im Einzelnen darzulegen. Darauf möchten wir indess hinweisen, dass Verf. doch vor allem das tatsächliche Stattfinden der supponierten „Tonnen deformation“ der Zellen der Konkavseite hätte beweisen sollen; das hätte sich leicht durch Vergleich von Längsschnitten gekrümmter und ungekrümmter Stengel machen lassen, und ein paar Zeichnungen hätten den Leser überzeugt, dass die Krümmung mit einer solchen Deformation der Zellen der Konkavseite verbunden ist; obgleich aber Verf. mikroskopische Untersuchungen seiner Objekte ausgeführt hat, bleibt er diesen Beweis schuldig, und in anbetracht dessen wird man an der „Tonnen deformation“, die aus gewissen Gründen a priori unwahrscheinlich ist, zweifeln dürfen.

Gänzlich unmotiviert bleibt die supponierte passive Dehnung der Konvexseite durch die sich verkürzende Konkavseite; eine solche

Dehnung ist keineswegs selbstverständlich, vielmehr nur unter bestimmten Voraussetzungen mechanisch möglich; und diese Voraussetzungen werden vom Verf. nicht einmal erörtert.

Von besonderem Gewicht ist es, dass die vom Verf. angenommene Unabhängigkeit der Krümmungsmechanik vom Wachstum sich mit der zweifellosen Abhängigkeit der Krümmungsfähigkeit von der Wachstumsintensität nicht in Einklang bringen lässt. Insbesondere bleibt es unerfindlich, warum die Krümmung in der Regel in der Zone des Maximalwachstums beginnt und sich von hier aus erst allmählich basalwärts verschiebt (welche bereits von Sachs festgestellte Tatsache vom Verfasser nochmals mit wohl überflüssiger Ausführlichkeit nachgewiesen wird); nach der Theorie des Verf. müssten nämlich (vergl. dessen Auseinandersetzung auf S. 9) die Bedingungen für das Zustandekommen der Krümmung in den basalen Zonen der wachsenden Region sogar noch günstiger sein als in der Zone des Maximalwachstums, die Krümmung müsste also eigentlich im basalen Teil am frühesten auftreten, nur müsste sie hier schwach bleiben. In Wirklichkeit verhält es sich aber gerade umgekehrt.

Endlich sei noch erwähnt, dass des Verf. Theorie zu der Konsequenz führt, dass die Krümmungsmechanik bei vielzelligen und bei einzelligen Organen (auf welche letztere die Theorie natürlich nicht anwendbar ist) eine grundverschiedene sei; das wird man wohl nicht ohne triftige Gründe glauben. Die Tatsache, dass bei vielzelligen Organen eine Turgorsteigerung an der Konkavseite stattfindet, was bei einzelligen Organen ausgeschlossen ist, kann nicht als ein solcher Grund gelten, denn dies könnte möglicherweise nur eine Begleiterscheinung sein, welche mit der eigentlichen Ursache der Krümmung nichts zu thun hat; vielleicht findet eine einseitige Turgorsteigerung nach dem Horizontallegen auch bei nicht geotropischen Organen statt, — den zu fordernden Nachweis, dass dies nicht der Fall, ist uns Verf. jedenfalls schuldig geblieben.

So erweckt die neue Theorie von vornherein schwere Bedenken, und es bedürfte sehr überzeugender experimenteller Begründung, um sie uns annehmbar erscheinen zu lassen. Sehen wir nun zu, wie es mit den Stützen steht, welche Verf. im speziellen Teil für seine Theorie beibringt. Als eine solche Stütze kann zunächst die im Kap. I (S. 20—21) mitgeteilte Beobachtung gelten, dass die negativ geotropische Krümmung der Stengel sich basalwärts regelmäßig auch auf nicht mehr wachsende Partien erstreckt; wäre das richtig, so müsste darin ein Beweis für die Unabhängigkeit des Krümmungsvorganges vom Wachstum erblickt werden. Verf. bringt drei Figuren, darstellend geotropisch gekrümmte, in 1 mm lange Querzonen geteilte Erbsebstengel; nach diesen zu urteilen, kann die betreffende nicht mehr wachsende und doch krümmungsfähige Partie sogar über 1 cm. lang sein und in ihr

kann sich das endgiltige Krümmungsmaximum befinden. Solche, allen neueren Angaben stracks zuwiderlaufende Befunde bedürften nun offenbar einer sehr sorgfältigen Konstatierung, um Glauben zu erwecken. Die übliche Messung mittels Maßstab ist viel zu ungenau, um namentlich bei so kurzen Marken und noch dazu an einem gekrümmten Organ teil einen geringen Zuwachs aufzudecken; man muss also fragen, ob der Verf. seine Messungen in anderer, genügende Genauigkeit garantierender Weise ausgeführt hat; wenn nicht, so sind seine Befunde ganz wertlos. Nun verliert aber Verf. kein einziges Wort hierüber; ja er sagt nicht einmal, ob er die Messung an der Konvexseite oder irgendwo anders ausgeführt hat; und es leuchtet doch ein, dass nur ein völliger Mangel von Zuwachs an der Konvexseite die Behauptung rechtfertigen würde, ein nicht mehr wachsender Stengelteil sei krümmungsfähig. Das ist ein Beispiel der sehr oberflächlichen und kritiklosen Behandlung des Gegenstandes, wie sie sich fast durch die ganze Schrift hindurchzieht.

Das Kap. III beschäftigt sich mit der Verkürzung der Konkavseite. Makroskopisch konstatierte Verf. dieselbe in den zuletzt am stärksten gekrümmten Zonen von *Pisum*-Stengeln; sie betrug hier 0,5–1 mm auf 10 mm (leider lässt uns hier Verf. wieder im Zweifel über das Messungsverfahren). Bei den übrigen Objekten (scharf geotropisch gekrümmte Stengel und Wurzeln) wurde meist die mittlere Länge der einzelnen Zellen einer bestimmten Schicht mikroskopisch gemessen; an der gekrümmten Stelle erwiesen sich die Zellen der Konkavseite beträchtlich kürzer als an den beiderseits angrenzenden geraden Stellen; bei Stengeln betrug die Differenz 17,5% und 19,4%, bei *Tradescantia*-Knoten sogar 35%. Verf. ist aber im Irrtum, wenn er meint, diese Zahlen stellten die absolute Verkürzung der Konkavzellen dar; er übersieht, dass die Zellen der geraden Zonen, mit denen er letztere vergleicht, während des Versuches gewachsen sind, also ursprünglich kürzer waren; um wieviel sie gewachsen sind, lässt sich nicht beurteilen, da Verf. das Wachstum nicht bestimmt hat und nicht einmal über die (vermutlich lange) Dauer der Versuche irgendwelche Angaben macht. Es ist somit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass eine absolute Verkürzung der Konkavzellen während des Versuches gar nicht stattgefunden hat; und wenn sie stattgefunden hat (was immerhin wahrscheinlicher und bei *Tradescantia* wohl fast sicher ist), so ist sie jedenfalls beträchtlich geringer als die angeführten Längendifferenzen.

Wenn somit Verf. auch hier wieder viel weniger bewiesen hat, als er behauptet, so kann man ihm doch gerade in der Angelegenheit der Verkürzung der Konkavseite ein gewisses Verdienst nicht absprechen, welches uns das Beste an der ganzen Schrift zu sein scheint. Er hat mit Nachdruck auf diese Erscheinung hingewiesen, welche zwar schon

vor ihm in einzelnen Fällen beobachtet worden war, aber nie gebührend gewürdigt würde. Man hat bisher die (namentlich bei Graasknoten beobachtete) Verkürzung der Konkavseite entweder nicht weiter berücksichtigt, oder aber mit der Annahme einer passiven Kompression abgethan, welche letztere Annahme sich darauf stützte, dass die Verkürzung der Konkavseite mit einer Fältelung verbunden ist. Es wurde aber nicht bewiesen, dass die Fältelung genügend sei, um die Verkürzung zu erklären, und Kohl konstatiert, dass, u. a. auch bei Graasknoten, die verkürzte Konkavseite sehr häufig vollkommen glatt ist. Dass die Verkürzung nicht allein in einer passiven Kompression ihren Grund haben kann, geht auch aus den Erscheinungen der Gewebespannung gekrümmter Organe hervor, von denen unten noch die Rede sein wird. Es muss also wohl mit dem Verf. angenommen werden, dass diese Verkürzung auf einer aktiven Kontraktion beruht (wobei es eine Frage für sich bleibt, wie dieselbe zu erklären ist). Verf. macht ferner mit Recht darauf aufmerksam, dass eine Kontraktion auch da thatsächlich statt haben kann, wo sie nicht in die Erscheinung tritt, indem sie von dem gleichzeitig stattfindenden Längenwachstum überwogen wird. Mit der Thatsache der Kontraktion der Konkavseite wird man jedenfalls in Zukunft rechnen müssen; und da eine Kontraktion unmöglich durch Beeinflussung der Wachstumsintensität zu stande gebracht werden kann, so muss man annehmen, dass die Mechanik des Krümmungsprozesses komplizierter ist, als man bisher glaubte, indem neben der Aenderung der Wachstumsintensität noch andere Vorgänge eingreifen. Es öffnet sich hier ein Feld zu neuen Untersuchungen; vor allem wäre es wohl wichtig festzustellen, ob auch bei einzelligen Organen eine Kontraktion der Konkavseite vorkommt.

Am Schluss des Kapitels zeigt Verf. durch Messungen an Querschnitten durch verschiedene geotropisch gekrümmte Objekte, dass der Querdurchmesser der Zellen an der Konkavseite nicht unbedeutend (um ca. 14% bis 40%, im Mittel) größer ist als an der Konvexseite, was auf die Tonnendeformation der ersteren und die passive Längsdehnung der letzteren zurückgeführt wird.

Das folgende Kapitel ist dem Nachweis der Turgorsteigerung an der Konkavseite gewidmet. G. Kraus hatte auf analytischem Wege den Zellsaft geotropisch und heliotropisch gekrümmter Stengel (ja selbst schon vor Beginn der Krümmung) an der Konkavseite reicher an Zucker und freier Säure gefunden als an der Konvexseite. Kohl konnte diese Angabe für den Zucker auf mikrochemischem Wege bestätigen. Plasmolytische Versuche mit geotropisch gekrümmten Stengeln und Wurzeln zeigten ihm den Turgor an der Konkavseite stets höher als an der Konvexseite; genauere Untersuchung ergab (bei *Pisum*-Stengeln) eine Differenz von 0,5—1% Kalisalpeter. (Dass diese Differenz wirklich auf einer Steigerung des Turgors an der Konkavseite und

nicht vielleicht auf einem Sinken desselben an der Konvexseite beruht, dafür wird keinerlei Beweis geliefert.) Verf. gibt ferner an konstatiert zu haben, dass schon vor dem Eintritt der Krümmung eine Turgorsteigerung an der späteren Konkavseite sich einstellt, und dass dieselbe sich erhält, wenn man die Krümmung künstlich ganz inhibiert. Dies ist nach Verf. von besonderer Wichtigkeit, denn eine erst am gekrümmten Organ eintretende Turgordifferenz könnte möglicherweise nur eine Folge der Krümmung sein. Aber gerade dies, worauf für ihn alles ankommt, thut er so nebenbei mit wenigen Worten ab, ohne seine Angabe durch einen einzigen Versuch, eine einzige Zahlenangabe zu belegen. Ohne die Richtigkeit der Befunde des Verf. im geringsten anzweifeln zu wollen, müssen wir dies doch als eigentümlich bezeichnen.

Interessant ist der in Kap. VIII besprochene „Kerbschnittversuch“. Erfolgt die Krümmung, wie Verf. annimmt, durch Kontraktion der Konkavseite, während die Konvexseite passiv gedehnt wird, so muss eine Reihe von Quereinschnitten in die spätere Konkavseite die Krümmungsfähigkeit aufheben oder zum mindesten stark beeinträchtigen, während ebensolche Einschnitte in die Konvexseite die Krümmung eher begünstigen müssten; ist hingegen (nach Noll) allein die Konvexseite bei der Krümmung aktiv, so müsste es sich gerade umgekehrt verhalten. Verf. stellte nun einen Versuch mit 6 *Pisum*-Stengeln an, von denen 2 intakt blieben, 2 an der Oberseite und 2 an der Unterseite mit Quereinschnitten versehen wurden; alle wurden in feuchtem Raum horizontal gelegt. Das Resultat soll des Verf. Erwartungen vollkommen entsprochen haben. Die beigelegten Zeichnungen (S. 84) lassen es aber dem Ref. wesentlich anders erscheinen. Der an der Oberseite eingeschnittene Stengel (*C*) ist allerdings viel schwächer gekrümmt als der intakte (*A*), was in der That gegen die ausschließliche Aktivität der Konvexseite spricht; aber auch bei dem an der Unterseite eingeschnittenen Stengel (*B*) bleibt (natürlich in der mit Einschnitten versehenen Strecke) die Krümmung im Vergleich mit *A* bedeutend zurück, nicht viel weniger als bei *C*; ob der Unterschied zwischen *B* und *C* wesentlich oder nur zufällig (etwa durch ungleiche Tiefe der Einschnitte bedingt) ist, entzieht sich bei dem Mangel näherer Angaben und zahlreicherer Versuche der Beurteilung. Jedenfalls ist das Verhalten von *B* mit des Verf. Voraussetzungen nicht im Einklang, und wenn man zugibt, dass *C* gegen die ausschließliche Aktivität der Konvexseite spricht, so spricht seinerseits *B* gegen die ausschließliche Aktivität der Konkavseite. Am besten harmonisiert das Ergebnis mit der dem Ref. ohnehin plausibel erscheinenden Annahme, dass beide Seiten bei der Krümmung aktiv beteiligt sind. — Nach Verf. müssten die an der Konkavseite angebrachten Einschnitte nach der Krümmung klaffen; thäten sie das nicht, so wäre dies ein direkter Beweis gegen die von ihm angenommene passive Dehnung der Konvexseite. Sonder-

barerweise lässt es Verf. unerwähnt, ob diese Voraussetzung zutrifft oder nicht.

Im Kap. IX werden die Erscheinungen der Gewebespannung besprochen. Spaltet man ein frisch gekrümmtes Organ durch einen auf die Krümmungsebene senkrechten Schnitt in zwei Längshälften, so klaffen diese stark auseinander (erheblich stärker, als dies die Längshälften eines ungekrümmten Organs thun), indem die Konkavhälfte ihre Krümmung verstärkt, die Konvexhälfte die ihrige abflacht. Dieses (übrigens schon längst bekannte) Verhalten steht, wie Verf. richtig darlegt, mit den früheren Theorien der Krümmungsmechanik in Widerspruch, mit der seinigen hingegen in bestem Einklang. Daraus geht indessen noch nicht die Richtigkeit der letzteren hervor; denn besagtes Verhalten harmoniert gerade so gut auch mit der Annahme, dass beide Seiten bei der Krümmung aktiv beteiligt sind. Hingegen finden wir in diesem Kapitel eine Angabe, welche der supponierten passiven Dehnung der Konvexseite widerspricht; als nämlich (S. 85) Verf. einen gekrümmten Stengel in drei Lamellen, eine konkave, mittlere und konvexe, spaltete, verkürzte sich nur die erstere, die letztere hingegen (welche, wenn sie passiv gedehnt war, sich doch auch hätte verkürzen müssen) behielt ihre Länge nahezu bei.

Im übrigen enthält das Buch wesentlich Kritik, welche sich gegen Wiesner, Noll, vor allem aber gegen Wortmann wendet. Sachlich erscheint dieselbe dem Ref. zum Teil wohl berechtigt, wenn auch in der Form von einer ganz überflüssigen Gehässigkeit; der Wissenschaft wäre entschieden weit mehr gedient, wenn Verf. die Schärfe seiner Kritik etwas weniger an anderen, dafür aber vor Herausgabe seiner Schrift etwas mehr an sich selbst geübt hätte. Aber auch sachlich kann man sich mit vielem nicht einverstanden erklären. Namentlich muss die auf Nachuntersuchung basierende Kritik der Noll'schen plasmolytischen und Beugungsversuche, aus welchen Noll die erhöhte Dehnbarkeit der Membranen der Konvexseite folgerte, als sehr unglücklich bezeichnet werden. Die Versuche des Verf. über Plasmolyse ergeben ein Resultat, das mit dem Noll'schen im wesentlichen Punkt vortrefflich übereinstimmt und kaum anders erklärt werden kann als es durch Noll geschah, während es mit des Verf. eigener Theorie, genauer zugesehen, in grellem Widerspruch steht. Die Beugungsversuche führten den Verf. zu einem ganz anderen Resultat als Noll; da aber Verf. mit anderen Objekten und in wesentlich anderer Weise operierte als Noll, so muss die Ursache der Differenz dahingestellt bleiben, und von einer Widerlegung der Noll'schen Versuche kann keine Rede sein; und was die vom Verf. versuchte Deutung der Noll'schen Befunde durch Nachwirkung anbetrifft, so ist dieselbe von vornherein vollkommen unmöglich. Wir müssen uns hier mit diesen allgemeinen Bemerkungen begnügen, denn eine nähere Begründung unserer

Urteile wäre zwar leicht, würde aber unverhältnismäßig viel Raum beanspruchen.

Im zweiten Teil des Kap. I (S. 20—26) überschreitet Verf. den eigentlichen Rahmen seiner Untersuchung und beschäftigt sich mit der Fortpflanzung des geotropischen Reizes. Daraus, dass sich die einzelnen Querstücke zerlegter Stengel im Allgemeinen schwächer geotropisch krümmen, als sie es im intakten Stengel thun würden, schließt Verf., dass sich im intakten Organ zu der „direkten“ geotropischen Reizung noch ein „indirekter“, von den oberen Stengelteilen zugeleiteter Reiz hinzuaddieren müsse. Bei *Tradescantia discolor* sind nur die Knoten (d. i. die in den Blattscheiden eingeschlossenen Basalteile der Internodien) geotropisch krümmungsfähig; wird nun das zu einem Knoten gehörige Internodium durchschnitten, so verliert der Knoten seine Krümmungsfähigkeit ganz oder fast ganz, während ein durch ein höheres Internodium geführter Schnitt die Krümmungsfähigkeit bedeutend weniger affiziert, und zwar um so weniger, in je größerer Entfernung er geführt wurde; dies wird so erklärt, dass an der Krümmung eines Knotens der von den höher gelegenen Knoten zugeleitete geotropische Reiz einen wesentlichen Anteil haben soll. — Alles das sind nun völlig unmotivirte Schlüsse. Verf. kennt zwar des Ref. vorläufige Mitteilung „Ueber die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes“ (Ber. d. Deutsch. botanischen Gesellschaft, 1892) und bedient sich der dort angewandten Terminologie; er hat es aber dennoch versäumt aus dem Schlussteil derselben sich den klaren Beweis zu nutze zu ziehen, dass man aus Versuchen mit verletzten Organen keine Schlüsse über Reizfortpflanzung ziehen darf, da die Reaktionsfähigkeit durch die Verletzung an sich vermindert oder aufgehoben werden kann. Im gegebenen Falle dürfte die verminderte Krümmungsfähigkeit wohl einfach die Folge einer durch den Schnitt bewirkten Wachstumsretardation sein, und in anbetracht dessen verlieren die Versuche des Verf. jede Bedeutung. Und wenn Verf. in seinen Beobachtungen an *Tradescantia* ein Analogon zu dem von Ref. konstatierten Verhalten ausgewachsener Internodien von *Galium* zu finden meint (dieselben vermögen einen heliotropischen Reiz fortzuleiten, obwohl sie infolge mangelnden Wachstums nicht mehr heliotropisch krümmungsfähig sind), so muss sich Ref. gegen eine solche Parallelisierung verwahren.

Schließlich wird durch ein sinnreiches, wenn auch wegen Mangel der erforderlichen Kontrollversuche noch nicht ganz entscheidendes Experiment der Nachweis geführt, dass bei den schwach negativ heliotropischen Wurzeln von *Vicia Faba* die Empfindlichkeit auf die Wurzelspitze beschränkt ist.

Wir glauben im Vorstehenden den wesentlichen Inhalt der Schrift annähernd vollständig wiedergegeben zu haben. Ziehen wir das Facit, so ist anzuerkennen, dass Verf. in die Frage nach der Mechanik der

Reizkrümmungen einige neue Gesichtspunkte hineingebracht hat; bedauert muss es aber werden, dass er infolge des überall hervortretenden Mangels an Selbstkritik uns anstatt wohl fundierter Thatsachen fast nur eine Anzahl nicht oder ungenügend bewiesener Behauptungen und eine Theorie geliefert hat, welche, ungenügend durchdacht und womöglich noch ungenügender begründet, von vornherein als totgeboren zu bezeichnen ist.

Dr. W. Rothert (Kasan).

Bemerkungen zu den jüngst aufgestellten *Brachionus*-Arten.

Von Johann Sniezek in Krakau.

Die treffliche Monographie der Rotatorien von Hudson und Gosse gab neulich mehreren Forschern den Anstoß, diese seit Ehrenberg vernachlässigte Tiergruppe zum Gegenstand ihrer Studien zu machen. Als Resultat derselben erschienen in den letzten Jahren mehrere Arbeiten, in denen nebst vielen interessanten biologischen Beobachtungen mehrere neue Arten aus verschiedenen Gewässern Europas beschrieben worden sind.

Es ist den Systematikern seit jeher bekannt, dass die am meisten verbreiteten und somit unter verschiedenen Bedingungen lebenden Arten infolge der Anpassung an dieselben am meisten variieren und ganze Reihen von Uebergangsformen bilden, deren genaue Abgrenzung von einander die meisten Schwierigkeiten bereitet. Solche im hohen Grade veränderliche Arten finden wir unter Rotatorien in den Gattungen *Brachionus*, *Anuraea* und *Notholca*. —

Es haben bereits frühere Forscher Dutzende von Arten in diesen Gattungen unterschieden, trotzdem aber finden wir in neueren Arbeiten vom Jahr zu Jahr neue Species beschrieben, die — wie leicht vorauszusehen war — von den schon früher bekannten nur in untergeordneten Merkmalen differieren. Weil die Zahl solcher neuen Arten, die nur einen ephemerischen Wert haben, in den letzten Jahren bedeutend zugenommen hat, glauben wir im Interesse der Wissenschaft zu handeln, wenn wir auf das Ungeeignete solcher voreiligen Speciesfabrikation hinweisen. — Dass dieselbe faktisch betrieben wird, wollen wir an einigen Beispielen erläutern. —

So hat z. B. unlängst Lauterborn ¹⁾ *Brachionus rhenanus*, Skorkow ²⁾ *B. cluniorbicularis* und Francé ³⁾ *B. Entzii* und *pentacanthus* beschrieben. Unterwirft man die Merkmale dieser Arten einer genaueren

1) Beiträge zur Rotatorienfauna des Rheins und seiner Altwasser. Zool. Jahrbücher, VII. Bd, 1892.

2) Rapports prélimin. des recherches des Rotateurs et des Thysanoures en environs de Charkow, 1894 (russisch).

3) Beiträge zur Kenntnis der Rotatorienfauna Budapests, Sep.-Ausgabe, Termeszetrájsi Füzetek, Vol. XVII, 1894.

Prüfung, so ergibt sich sofort, dass dieselben kaum einen Wert von Varietäten beanspruchen können, und dass die drei ersteren vielmehr als Glieder der langen Formenreihe zu betrachten sind, welche die Art *B. Bakeri* bildet, die letzte aber zur Gruppe *B. pala* gehört. — Bei Aufstellung obengenannter Arten waren sich die Verfasser wohl selbst bewusst, dass dieselben sich in der Systematik der Rotatorien auf die Dauer nicht halten können, entschuldigen aber die Aufstellung derselben damit, dass dadurch systematischem Wirren vorgebeugt wird. — Unserer Ansicht nach führt gerade die Aufstellung problematischer Arten zu noch größerem systematischen Wirren. —

Nun wirft sich die Frage auf, wie mit solchen Formen, die sich unter die bestehenden Diagnosen nicht gut einreihen lassen, vorgegangen werden soll? Wir glauben, dass wir in den Arbeiten von erfahrenen Rotatorienkennern bereits den richtigen Weg vorgezeichnet finden. — Es haben nämlich schon Hudson und Gosse in ihrer ausgezeichneten Monographie der Rotatorien darauf hingewiesen, dass mehrere als besondere Arten betrachtete Formen als Varietäten zur Art *B. Bakeri* einzureihen sind. Im ähnlichen Sinne äußert sich Prof. Wierzejski¹⁾ in seiner ausführlichen Arbeit über Rotatorien Galiziens. In derselben wird eine vollständige Reihe von Uebergangsformen beschrieben und bildlich dargestellt, wodurch der Verf. den Uebergang von *B. Bakeri* zum *B. quadratus* beinahe Schritt für Schritt zu veranschaulichen trachtet. — Er fühlte sich aus diesem Grunde nicht veranlasst, die von bereits beschriebenen Arten abweichenden Formen mit einem besonderen Namen zu bezeichnen, damit dadurch ihre Verwandtschaftsbeziehungen nicht gelockert erscheinen.

Desgleichen hat später Bilfinger²⁾ dieselbe Ansicht ausgesprochen und zur obengenannten Formenreihe noch den *B. dorcas* einbezogen.

Diesen Ansichten gegenüber hat Lauterborn eine dieser Formen unter dem Namen *B. rhenanus* beschrieben, obwohl er selbst zugibt, „dass später bei einem größeren Vergleichsmateriale *B. rhenanus* sich als Endglied einer Formenreihe herausstellen wird, welche vom *B. Bakeri* unter fortwährender Reduktion der beiden hinteren Dornen durch *B. brevispinus* endlich zu der genannten führt“. Unlängst hat wieder Francé ein Glied dieser Reihe zur neuen Art *B. Entsii* erhoben, ein Beweis, dass, was ein Systematiker zu vereinigen, der andere zu trennen sucht. Gegen die Bezeichnung einer abweichenden Form mit einem besonderen Namen wäre prinzipiell nichts einzuwenden, es wäre aber sehr wünschenswert, wenn die betreffenden Verfasser stets die Zusammengehörigkeit der aufzustellenden Art oder Varietät mit der Hauptform, insofern sich dieselbe ausfindig machen lässt, im Auge behielten, und wenn sie die-

1) Rotatoria Galicyi. Akad. d. Wissensch., Krakau 1893.

2) Zur Rotatorienfauna Württembergs. Jahresh. d. Verein. f. vaterl. Naturkunde in Württ., 1894.

jenigen Momente berücksichtigen wollten, welche für die Veränderlichkeit einer Artgruppe von Belang sind. Dies bildet ja das Hauptziel der modernen biologischen Forschung. Und gerade solche in geringem Grade abweichende Formen eignen sich am besten dazu, den Einfluss der Lebensbedingungen auf die Gestaltung des Organismus genauer abzuwägen. Mit der bloßen Benennung und Beschreibung einer Form auf Grund eines einzigen wenig ausgeprägten Merkmales ist der Wissenschaft wenig geholfen. —

In derselben Weise wie *B. Entzii* hat Francé seine zweite Art *B. pentacanthus* beschrieben. Er kümmerte sich gar nicht darum, inwiefern diese Art mit *B. pala* sich vereinigen ließe, weil es ihm offenbar hauptsächlich darauf ankam, eine neue Art aufzustellen. Er hegt zwar Verdacht, dass es eine teratologische Form sein könnte, gab sich aber keine Mühe, darauf näher einzugehen, ob es wirklich der Fall ist. Es war doch angezeigt nachzuforschen, ob junge Tiere ebenso asymmetrisch sind wie reife, ob neben der vermeintlichen teratologischen Form zu gleicher Zeit normal entwickelte vorkamen u. a. w. Er zieht auch den Umstand nicht in Betracht, dass bei seinem *B. pentacanthus* bald die rechte, bald die linke Seite schwächer entwickelt war, was offenbar dafür spricht, dass wir mit keiner neuen Art, sondern mit einer teratologischen zu thun haben. Sollte *B. pentacanthus* eine gute Art darstellen, dann müsste man konsequenter Weise statt einer zwei Arten aufstellen, eine mit schwächer entwickelter rechter und die andere mit schwächer entwickelter linker Seite. —

Betreffend *B. pala* muss ich wieder auf die Arbeit des Professor Wierzejski hinweisen, die zwar polnisch abgefasst, aber doch in ihren Abbildungen für jedermann zugänglich ist. In derselben sind ebenfalls verschiedene Varietäten des *B. pala* dargestellt, unter denen eine (Taf. VI Fig. 64) mit sehr langen hinteren Panzerstacheln mit der von Francé aufgestellten neuen Art bis auf die normale Zahl (4) der vorderen Stacheln vollkommen übereinstimmt. Auch die Bewegung dieser Stacheln erklärt Prof. Wierzejski in ungezwungener Weise durch den wechselnden Druck der Leibeshlüssigkeit, wogegen Francé den Grund dieser Bewegung im rückwärtsfließenden Wasserstrom und der Elastizität der Stacheln sieht, was unserer Ansicht nach nicht zutreffend ist. Nach Obigem scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, dass die von Francé aufgestellten Arten nicht haltbar und nur dazu bestimmt sind, in der Zukunft die Liste der Synonyma zu vermehren. —

Die bereits besprochenen und viele andere Beweise von übereilter Aufstellung neuer Arten mahnen zur größeren Vorsicht und lehren, dass es für die Forschung viel interessanter und für die Wissenschaft nutzbringender ist statt nach Unterscheidungsmerkmalen zu spüren, lieber gemeinschaftliche, die Verwandtschaftsbeziehungen klarlegende Merkmale ausfindig zu machen. —

Bei Besprechung der Veränderlichkeit der *Brachionus*-Arten kann ich nicht umhin darauf hinzuweisen, dass eine solche in nicht geringerem Grade auch in den Gattungen *Anuraea* und *Notholca* existiert. Um sich davon zu überzeugen, braucht man nur ein Blick auf Taf. VI der Arbeit von Prof. Wierzejski zu werfen. Der Verf. bildet eine Reihe von Formen der Gruppe *Anuraea aculeata* ab, deren Ausgangsform nach seiner Meinung *A. aculeata* mit langen hinteren Stacheln bildet, die in solche mit einem langen und einem kurzen, mit zwei kurzen und schließlich mit ganz rudimentären Stacheln übergeht. — Der Verf. glaubt an einem reichlichen Materiale die Ueberzeugung gewonnen zu haben, dass die als *A. regalis* Imhof, *brevispina* Gosse, *testudo*, *valga* und *squamula* Ehrenb. und *testudo* Thorpe beschriebenen Arten sämtlich Varietäten von *A. aculeata* sind, dass ferner Formen mit verhältnismäßig langen Stacheln sich an tiefere, solche mit kurzen Stacheln an seichtere Gewässer angepasst haben. — Ob bloß die Tiefe des Wassers oder noch andere Faktoren in einem Falle auf die bedeutendere Entwicklung, im anderen auf Rückbildung der Stacheln einwirken, dies zu entscheiden ist künftigen Forschungen vorbehalten. —

In derselben Arbeit ist auch die Veränderlichkeit der *Notholca*-Arten bildlich veranschaulicht. Wir sehen hier (Taf. VI) eine Form mit einem langen und schwächtigen hinteren Schalenstachel und mit langen und scharfen vorderen Zähnen, daneben eine Form mit kurzem und breitem hinteren Stachel und ohne dieselben. Die zwei letzteren würden den Ehrenberg'schen Arten *N. inermis* und *foliacea* entsprechen und werden vom Verf. als Varietäten von *N. acuminata* betrachtet. Allem Anscheine nach gehört zur letzteren als Varietät auch *N. striata*; die Gattung *Notholca* wäre somit nach Ansicht dieses Forschers durch eine einzige Art repräsentiert. —

An diesen drei Gattungen ist die Veränderlichkeit dieser Gruppe von Rotatorien zur Genüge angedeutet, und wir machen deshalb darauf aufmerksam, um die Rotatorienforscher zu veranlassen, dieselbe in ausgedehnterem Maße zu würdigen. — Dies wäre umso mehr wünschenswert, als uns andere Gruppen der limnetischen Fauna, so namentlich Cladoceren, ein exquisites Beispiel geben, zu welcher Verwirrung die besondere Vorliebe mancher Forscher zur Aufstellung neuer Arten ohne hinreichenden Grund führen kann. —

Die oben ausgesprochene Ueberzeugung, dass die Aufstellung solcher neuen Arten, die höchstens den Wert von Varietäten beanspruchen, zwecklos ist, teilen auch viele andere Forscher. Wir begegnen derselben an mehreren Stellen in den letzten Arbeiten über Süßwasserfauna und geben uns der Hoffnung hin, dass mit dem Fortschritte der biologischen Forschung ihre Richtigkeit allgemein anerkannt wird. —

Krakau, am 12. April 1895.

Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung.

Von E. Wasmann S. J. in Exaeten bei Roermond.

Die Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterin bei Ameisen sind in letzter Zeit wiederholt für und wieder die Weismann'sche Vererbungstheorie angeführt worden¹⁾. Da unter jenem Namen verschiedene, zum Teil heterogene Bildungen zusammengefasst werden, für welche wohl auch nicht genau ein und dieselbe Erklärung zulässig sein dürfte, will ich hier eine Uebersicht derselben geben, hauptsächlich nach meinen in der Stett. Ent. Zeitg. 1890 S. 300 ff. mitgetheilten Beobachtungen, aber auch mit vielen neuen Ergänzungen, und Einiges zur Erklärung beifügen.

Ich unterscheide folgende Arten von ergatogynen Zwischenformen:

- 1) Individuen, die in Körpergröße und Hinterleibsentwicklung (auch der Ovarien) den eigentlichen Weibchen angehören, dabei jedoch die Brustbildung der Arbeiterin besitzen und deshalb vollkommen flügellos sind. — Huber's „femelles aptères“; morphologisch möchte ich diese Form als ergatoides Weibchenform, biologisch als sekundäre Königin bezeichnen.
- 2) Individuen, die nur durch etwas stärkere Entwicklung der Ovarien von den gewöhnlichen Arbeiterinnen abweichen. — Gynaikoide Arbeiterform.
- 3) Individuen, die nur in der Körpergröße den Weibchen sich anormal nähern, sonst (auch in der Hinterleibsentwicklung) normale Arbeiterinnen sind. — Anormal große Arbeiter (Makroergate Form).
- 4) Individuen, die in Körpergröße und Hinterleibsentwicklung den Arbeiterinnen angehören, dagegen in der Brustbildung, besonders durch das buckelförmige Mesonotum, dem Weibchen sich anschließen, aber stets ungeflügelt sind. — Pseudogyne Arbeiterform (eine entschieden pathologische Bildung).
- 5) Individuen, die nur in der Körpergröße und dem etwas schmälern Thorax den Arbeiterinnen sich nähern, im übrigen normale geflügelte Weibchen sind. — Anormal kleine Weibchen (Mikrogyne Form).
- 6) Individuen, die zwischen ♀ und ♂ allmähliche und allseitige Uebergänge bilden. — Ergatogyne Mischformen.

Ad 1. — Die ergatoiden Weibchen sind in ihrer höchsten Entwicklung und zudem relativ am häufigsten bei der Amazonen-ameise (*Polyergus rufescens*) vertreten. Peter Huber hat sie schon am Anfang dieses Jahrhunderts in den Kolonien von *Polyergus* bei

1) Vergl. v. Wagner's Referat in Nr. 3 dieses Jahrganges.

Genf entdeckt; Forel hat sie ebenfalls bei dieser Ameise in der Schweiz gefunden. Obwohl *Polyergus* in Holland sehr selten ist, fand ich jene Form doch in zwei unter den drei einzigen mir hier bekannten Kolonien; in einer derselben war überdies eine normale alte Königin, in der anderen konnte ich es nicht entscheiden. Diese Form ist so groß als die normalen Weibchen (9—10 mm), hat von der Arbeiterin jedoch die Brustbildung und die Form des Kopfes und der Fühler, überhaupt die ganze äußere Gestalt, ausgenommen den dickeren Hinterleib, der auch in Bezug auf die Entwicklung der Ovarien demjenigen der echten Weibchen gleichkommt. Die hellere Färbung entspricht derjenigen der Arbeiterin ebenso wie die Gestalt. An dem kleinen schmalen Mittelrücken meiner Exemplare fehlt das Scutellum und Proscutellum ganz, das Postscutellum ist nur angedeutet, und von Flügelansätzen keine Spur vorhanden¹⁾. Das einzige, was an die Brustbildung der echten Weibchen erinnert, sind die unterhalb der sonstigen Ansatzstelle der Hinterflügel gelegenen zwei kleinen Seitenstücke der Brust, die hier deutlich differenziert sind, während sie bei den echten Arbeiterinnen verschmelzen. Uebergänge kommen weder zwischen den ergatoiden und den normalen Weibchen noch zwischen ihnen und den Arbeitern vor.

Biologisch sind die ergatoiden Weibchen von *Polyergus* echte Königinnen im Arbeitergewande, indem sie als solche von den *Polyergus* und deren Sklaven behandelt werden und auch ebenso fruchtbar sind. Eine solche „sekundäre Königin“ hielt ich zwei Jahre lang (1885—1887) mit einer großen Anzahl *Polyergus*-Arbeiterinnen und Hilfsameisen (*Formica fusca*) in einem Beobachtungsneste Lubbock'scher Methode. Die *fusca* waren immer um dieses Individuum versammelt, putzten und fütterten es fleißig, erfassten es bei Erhellung des Nestes sofort an den Kiefern und zogen es, rückwärts laufend, in einen dunklen Nestteil. Die *Polyergus*-Arbeiterinnen saßen klumpenweise um dasselbe herum, die einzige Aufmerksamkeit, die sie überhaupt ihrer Königin schenken. Nach einjähriger Trennung (vom 18. April 1885 bis 19. April 1886) wurde diese Königin von den *Polyergus*, die ich aus der ursprünglichen Kolonie hinzusetzte, nicht angegriffen, sondern sogleich bei den ersten Fühlerschlägen wieder erkannt! Die zahlreichen Eier, die sie namentlich im Frühjahr legte, wurden zum größten Teil von den naschhaften Hilfsameisen aufgefressen; jene von ihnen, die aufgezogen wurden, lieferten stets nur Männchen. Dass eines der letzteren einen Paarungsversuch mit der Königin gemacht hätte, habe ich nicht beobachtet, halte es auch für wenig wahrscheinlich. Die von ihr gelegten Eier waren nach meiner Ansicht parthenogenetisch erzeugt und das Individuum unbefruchtet. Die Möglich-

1) Man darf die Mesothoraxstigmata nicht mit den Flügelansatzknötchen verwechseln, deren Stelle nur angedeutet ist wie bei den ♀.

keit der Befruchtung eines solchen ergatoiden Weibchens durch Männchen desselben Nestes, etwa auf der Nestoberfläche, zur Zeit des sonstigen Paarungsfluges von *Polyergus*, halte ich jedoch nicht für ausgeschlossen, da es auch manchmal bei Arten, deren beide Geschlechter geflügelt sind, vorkommt und bei *Formicoxenus*, wo die Männchen ergatoid und flügellos sind, sogar die Regel zu sein scheint¹⁾.

Ich möchte die ergatoiden Weibchen von *Polyergus* für Ersatzköniginnen halten, die von den Hilfsameisen gezüchtet werden. Eine nähere Erklärung werde ich unten versuchen. Hier sei nur darauf hingewiesen, dass bei *Polyergus* solche Ersatzweibchen von Bedeutung für die Erhaltung der Art sein können; denn die Gründung neuer Kolonien durch Weibchen, die sich auf dem Paarungsfluge weit von ihrer Heimat entfernt haben, ist bei *Polyergus* weit schwerer als bei anderen Ameisen, welche allein neue Kolonien gründen können, was bei *Polyergus* nicht möglich sein dürfte²⁾.

Den ergatoiden Weibchen von *Polyergus* scheinen ähnliche Individuen bei *Odontomachus haematodes* L. und *O. chelifer* Ltr. zu entsprechen, die anfangs von Emery als Varietäten der betreffenden Arten beschrieben wurden³⁾. H. H. Smith fand auf der Antille St. Vincent die als Varietät *microcephalus* Em. beschriebene Form von *Odontomachus haematodes* in Gesellschaft von normalen Arbeiterinnen in einer unterirdischen Nestkammer⁴⁾. Bei *Anochetus Ghilliani* Spin. scheinen die ergatoiden Königinnen nach J. J. Walker's Beobachtungen sogar die einzige Weibchenform zu sein, wie Emery in dieser Zeitschrift bereits früher mitgeteilt hat⁵⁾. Von Doryliden sind überhaupt nur ergatoide d. h. vollkommen ungeflügelte, aber in der relativ riesigen Größe und manchen Formunterschieden von den Arbeiterinnen doch sehr verschiedene Weibchen bekannt; wahrscheinlich gehört *Pseudodichthadia incerta* André aus Mexico als Weibchen zu einem *Eciton*⁶⁾ wie *Dichthadia* zu *Dorylus*. Bei unserem nordischen *Tomognathus sublaevis* bestände nach Adlerz⁷⁾ die ganze Species aus parthenogenetisch sich fortpflanzenden Arbeiterinnen, während Mei-

1) Nach meinen Beobachtungen bei Lech in Vorarlberg (1600—1700 m) im August 1891. Vergl. auch Adlerz, Myrmekolog. studier I. S. 57 und Wasmann, Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, Seite 33.

2) Ueber die Gründung neuer Kolonien von *Polyergus* vgl. Die zusammengesetzten Nester etc., S. 81 ff.

3) Bull. Soc. Ent., It. XXII, 1890, S. 45; vergl. auch Biolog. Centralblatt, 1891, S. 174.

4) Forel, Formicides de l'Antille St. Vincent p. 353.

5) 1891, S. 174.

6) Ern. André, Formicides (Species Hyménopt., Vol. II), Suppl. p. 8.

7) Myrmecologiska Studier II, p. 234—248.

ner¹⁾ bei ihr ergatoide Königinnen von den eigentlichen Arbeiterinnen unterscheidet.

Inwieweit die von Forel (Fourm. d. l. Suisse p. 137) erwähnten Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterin, die er bei *F. rufibarbis* und bei *Myrmica rubida* fand, zu den vollkommen ergatoiden Weibchen gehören, kann ich nicht entscheiden; ebenso auch nicht bezüglich der von demselben Forscher erwähnten ungewöhnlich großen Arbeiterin von *Crematogaster sordidula*.

Einen Uebergang der ergatoiden Weibchen, die wie jene von *Polyergus* in der Körpergröße den eigentlichen Weibchen gleichkommen, zu den gynaikoiden Arbeiterinnen, die nur durch etwas stärkere Entwicklung der Ovarien von den normalen Arbeiterinnen sich unterscheiden, bildet ein von mir im August 1891 am Arlbergpass (1800 m) bei *Myrmica sulcinodis* gefundenes Individuum; dasselbe ist in Brustform und Körpergröße Arbeiterin, in der auffallenden Größe des Hinterleibes eine befruchtete Königin; so viel ich bemerken konnte, war es die einzige in jener Kolonie vorhandene Königin und überhaupt das einzige Weibchen in derselben. Die Form des Rückens weicht nur durch etwas stärkere Einschnürung zwischen Meso- und Metanotum von dem normalen Arbeiterücken ab und nähert sich hierin kaum merklich dem Weibchen; von Rudimenten des Schildchens oder Flügelansätzen kann ich ebensowenig etwas bemerken wie bei den ergatoiden *Polyergus*-Weibchen. Die Größe des Tieres ist die einer mittelgroßen Arbeiterin von *M. sulcinodis*, der Kopf jedoch kleiner und bedeutend heller gefärbt, indem die Seiten desselben breit rotgelb sind. Diese beiden Momente erinnern an die unter Nr. 4 zu erwähnenden pseudogynen Arbeiterinnen von *Formica*, die jedoch im Uebrigen morphologisch und biologisch das gerade Gegenteil der ergatoiden Weibchen sind.

Ad 2. — Gynaikoiden Arbeiterinnen. Bei *Polyergus* und bei *Formica*-Arten trifft man nicht selten Arbeiterinnen, die nur durch etwas größeren Hinterleib von der gewöhnlichen Arbeiterform sich unterscheiden, deren obere Größengrenze sie nicht überschreiten. Solche Individuen habe ich bei *Polyergus* mehrmals andauernd beobachtet. Sie sind heller gefärbt, besonders der Hinterleib, der bei ihnen manchmal gelbrot wird. Eine solche Arbeiterin wurde in einem meiner Beobachtungsnerster von *Polyergus*, das keine Königin (auch keine ergatoide) besaß, von den Hilfsameisen (*F. fusca*) wie eine Amazonenkönigin behandelt und mit besonderer Aufmerksamkeit gepflegt. Dieses Verhältnis bildete sich jedoch erst allmählich; erst mehrere Wochen nachdem ich die Insassen jenes Nests aus ihrer natürlichen Kolonie geholt und dadurch von ihrer Königin getrennt hatte, bemerkte ich,

1) Bioeinenes hos *Tomognathus sublaevis*. — Entom. Meddel., III, 1891, S. 205–206.

dass diese *Polyergus*-Arbeiterin von den Hilfsameisen bevorzugt wurde. Nach und nach wuchs dann auch der Umfang ihres Hinterleibes sichtlich, und sie begann, Eier zu legen¹⁾; zugleich wurde auch die Farbe des Hinterleibes noch heller. Aus jenen Eiern, die zur Entwicklung kamen (d. h. nicht gefressen wurden), erhielt ich (August 1889) eine Anzahl *Polyergus*-Männchen.

In einem anderen Beobachtungsneste von *Polyergus*, in welchem die unter Nr. 1 erwähnte ergatoide Königin war, befanden sich auch einige Amazonenarbeiterinnen, die durch helleres Kolorit und etwas dickeren Hinterleib sich bemerkbar machten. Da ihnen jedoch von Seite der Hilfsameisen keine außerordentliche Pflege zu Teil wurde, blieben sie, was sie waren, ihr Hinterleib erreichte keinen bedeutenderen Umfang, und ich erhielt von ihnen keine Eier. Es scheint also von der Willkür der Hilfsameisen abzuhängen, sich unter den Arbeiterinnen der Herrenart im Notfalle Ersatzköniginnen heranzuziehen.

Aehnliche Beobachtungen habe ich auch an *Formica sanguinea* Ltr. wiederholt gemacht. Ein Beobachtungsnest (mit *F. fusca* und *rufibarbis* als Hilfsameisen), das ich seit Sommer 1893 im Zimmer halte, hatte anfangs lange Zeit keine Königin. Allmählich bemerkte ich, wie eine der größeren Arbeiterinnen von *sanguinea* den Mittelpunkt der Ameisenklumpen bildete, besonders oft beleckt und gefüttert und bei Erhellung des Nestes gerettet wurde; auch ihr Hinterleib nahm an Umfang zu. Seitdem ich jedoch im August 1894 zwei Königinnen (normale entflügelte Weibchen) von *sanguinea* in meiner Kolonie hatte aufnehmen lassen, wurden diese allmählich der soziale Mittelpunkt, und ich kann die *sanguinea*-Arbeiterin, die ihn ehemals bildete, nicht mehr von den Gemeinen unterscheiden; sie ist wiederum una ex plebe geworden.

Noch öfter als bei *sanguinea* fand ich bei *F. rufibarbis* F. größere Arbeiterinnen mit besonders gut entwickelten Ovarien. In Beobachtungsnestern dieser Art, die keine Königin hatten, bemerkte ich nach einiger Zeit gewöhnlich ein oder mehrere Individuen, die besonders umlagert und gepflegt wurden und parthenogenetisch Eier legten. Wenn mehrere solche Individuen vorhanden waren, wurde oft eines allmählich besonders bevorzugt und bildete den eigentlichen Mittelpunkt, wurde auch dicker als die übrigen. — Die Folgerungen aus diesen Beobachtungen werde ich am Schluss der Arbeit erörtern.

Ad 3. — Makroergate Form. Arbeiterinnen, die sich nur durch ungewöhnliche Größe, besonders des Kopfes, auszeichnen, dagegen keinen relativ großen Hinterleib haben und keine besondere Neigung zur Parthenogenesis zeigen, gehören streng genommen gar nicht unter die Zwischenformen von Arbeiterin und Weibchen, sondern repräsentieren einen Dimorphismus der eigentlichen Arbeiterform, der hier nur

1) Unter normalen Temperaturverhältnissen; es handelt sich hier nicht um die im Biol. Centralbl., XI, Nr. 1, S. 21 erwähnte künstliche Parthenogenesis.

wegen seines ausnahmsweisen Auftretens den Schein einer ergatogynen Zwischenform annimmt, während er dort, wo er regelmäßig vorkommt, besonders bei allen Ameisenarten mit einer Soldatenkaste, sich in klarerer Gestalt zeigt. Bei *Myrmica scabrinodis* fand ich mehrmals, bei *ruginodis* einmal solche makroergate Individuen, die durch fast doppelte und durch keine Uebergänge vermittelte Körpergröße unter den Arbeiterinnen ihrer Kolonie hervorragten (bei Exaeten). Eine 6 mm lange Arbeiterin von *scabrinodis*, mit einem Kopfe, der sogar etwas größer ist als derjenige des Weibchens, fiel mir besonders auf. Ihr Hinterleib ist jedoch nicht größer als bei den viel kleineren normalen Individuen; auch sonst war Körperbildung und Benehmen dasjenige der Arbeiterin.

Ad 4. — Pseudogyne Arbeiterinnen. Mit diesem Namen bezeichne ich eine bei unseren größeren *Formica*-Arten, *sanguinea*, *rufa* und *pratensis*, häufige Zwischenform von Weibchen und Arbeiterin, welche oft in großer Individuenzahl in einer Kolonie sich findet und einen durchaus zwitterhaften oder richtiger krüppelhaften Eindruck macht. Auf diese Form bezieht sich die Kategorie b bei den von Forel erwähnten Zwischenformen (Fourmis de la Suisse, p. 138); ebenso die von Weismann (Aeußere Ursachen als Entwicklungsreize, S. 76) als zweite Kategorie genannten Formen, und die von v. Wagner im Biol. Centralblatt, 1895, Nr. 3, S. 90 mitgeteilte Beobachtung von Forel; ebenso die von Adlerz II S. 76 der Myrmecologiska studier beschriebenen Zwischenformen von *Formica*.

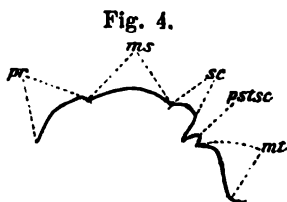
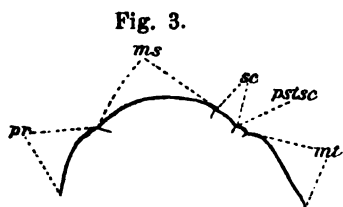
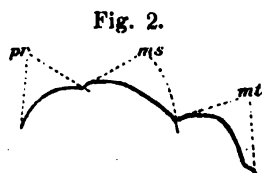
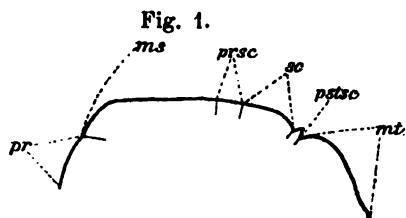


Fig. 1. Dorsalprofil des Thorax von *Formica sanguinea* normales Weibchen.
 Fig. 2. " " " " *Formica sanguinea* normale Arbeiterin.
 Fig. 3. " " " " *Form. sanguinea* pseudogyne Arbeiterin.
 Fig. 4. " " " " *Formica rufa* pseudogyne Arbeiterin.

pr = pronotum; ms = mesonotum; prsc = proscutellum; sc = scutellum;
 pstsc = postscutellum; mt = metanotum.

[Gezeichnet mit Zeiss Objectiv a₁ Ocular 2 und Camera lucida Abbe.]

Morphologisch charakterisieren sich diese pseudogynen Arbeiterinnen als eine krüppelhafte Verbindung der Brustbildung der Weibchen mit der Körpergröße und der Hinterleibsentwicklung der Arbeiterin; sie machen den Eindruck einer missglückten Arbeiterin, die ihren Mittelrücken von einem Weibchen entlehnt hat¹⁾. Ihre Größe ist nach meinen Beobachtungen, die über ein Material aus einer großen Anzahl Kolonien sich erstrecken, selten über der mittleren Größe der normalen Arbeiterinnen in der betreffenden Kolonie, oft ziemlich weit unter derselben. Kopf und Hinterleib sind klein, ersterer in seiner relativen Kleinheit mehr demjenigen des Weibchens als der Arbeiterin entsprechend. Die Ovarien sind fast schwächer als bei den gewöhnlichen Arbeiterinnen entwickelt. Der Mittelrücken ist bucklig aufgetrieben, unverhältnismäßig groß im Vergleich zum Vorder- und Hinterücken; er ist meist relativ höher als bei den Weibchen. Bei manchen Individuen ist das Scutellum groß und durch eine Querlinie an der betreffenden Stelle des Mittelrückens abgegrenzt, dagegen das Postscutellum kaum angedeutet, während bei anderen das letztere einen deutlich begrenzten schmalen Streifen bildet, und das Scutellum vorn nicht abgegrenzt, dafür aber durch eine beim Weibchen fehlende Längsline in zwei Hälften geteilt ist. Bei einigen pseudogynen *rufa* aus Feldkirch tritt das Scutellum als selbständiger, stark gewölbter Höcker nach hinten vor, zwischen ihm und dem Postscutellum bildet sich eine tiefe Kluft, und das Postscutellum ist als erhabene gewölbte Leiste abermals scharf abgegrenzt. Da diese Individuen zugleich einen schmäleren, arbeiterinnenähnlichen Thorax haben, zeigt das Profil desselben eine von der Gattung *Formica* völlig abweichende Linie (Fig. 4). Solche Individuen sind jedoch relativ und absolut selten.

Uebergänge zwischen der pseudogynen Form und den Arbeiterinnen habe ich selten gefunden; es ließ sich fast immer auf den ersten Blick mit freiem Auge entscheiden, ob das Individuum eine gewöhnliche Arbeiterin sei oder zu der Zwischenform gehöre. Uebergänge der letzteren zu den eigentlichen Weibchen siehe unten (Nachtrag).

Nach meinen Beobachtungen ist diese Form am häufigsten bei *Formica sanguinea* Ltr. Bei Exaeten (Holl. Limburg) habe ich sie bereits in mehr als einem Dutzend Kolonien gefunden seit dem Juni 1887, wo ich sie zuerst beobachtete. Auch von Feldkirch in Vorarlberg und von Mariaschein (bei Teplitz) in Böhmen sind Exemplare in meiner Sammlung. Da ich an ihr Vorkommen bereits gewöhnt war, habe ich nicht alle Kolonien notiert, in denen sie mir begegnete. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass sie in mittelstarken bis schwachen Kolonien, deren normale Arbeiterform keinen bedeutenden Prozentsatz von großen, starken Individuen besitzt, vorkommen, dagegen fast nie in Kolonien

1) Vergleiche hierzu die Abbildungen.

von sehr kräftiger und großer Arbeiterrasse; ferner traf ich, soviel ich mich erinnern kann, die Pseudogynen (wenigstens frisch entwickelte) fast nie zugleich mit jungen geflügelten Weibchen in demselben Neste; dagegen begegneten sie mir fast immer zusammen mit *Lomechusa strumosa* oder mit deren Larven, obwohl dieser echte Gast von *sanguinea* keineswegs in allen Kolonien vorkommt¹⁾. Bezüglich der Örtlichkeit ist zu

1) Es war mir das Zusammensein von Pseudogynen und *Lomechusa* schon oft aufgefallen. Bereits in den „Beiträgen zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*“ (Tijdschr. v. Entomol., XXXI, 1888, S. 60 (304), Anm. 4) ist dasselbe erwähnt. Damals hatte ich überhaupt erst in sechs Kolonien die *Lomechusa* gefunden und durfte deshalb noch nicht allgemeine Schlüsse ziehen. Jetzt steht mir wenigstens das fünffache Beobachtungsmaterial zu Gebote, aus dem sich Folgendes ergibt:

In Kolonien, die einen Prozentsatz von Pseudogynen enthielten, fand ich (bei Exaeten) *Lomechusa* und deren Larven am häufigsten und regelmäßigsten; in Kolonien ohne Pseudogynen weit seltener und fast nur in solchen Jahren, wo *Lomechusa* außergewöhnlich zahlreich war (z. B. 1890), wo also die zur Paarungszeit oft von einem *sanguinea*-Nest in ein anderes spazierenden *Lomechusa* sich aus ihren Stammeskolonien weiter verbreiten konnten. Ich wagte jedoch dieser Koincidenz bisher keine weitere Bedeutung beizulegen. Erst jetzt wurde ich wieder darauf aufmerksam und finde in meinen Tagebuchnotizen über jene Funde unter anderen noch folgende Bestätigungen. Die erste Entdeckung der pseudogynen *sanguinea* bei Exaeten fiel zeitlich und örtlich zusammen mit der ersten Entdeckung von *Lomechusa strumosa*, in denselben Kolonien, die eine Anzahl ziemlich nahe beisammen liegender Nester innehatten (am 1. Juni 87). Der größte Prozentsatz von Pseudogynen in allen hiesigen *sanguinea*-Kolonien (4. Sept. 90) fällt zeitlich und örtlich zusammen mit der größten *Lomechusa*-Zahl, die ich je beisammen fand: 20% Pseudogynen und 30 Stück *Lomechusa* beisammen in einem Neste! (Die betreffende Kolonie war einen Kilometer von den eben genannten Kolonien entfernt.) Aus dem Jahre 94 kann ich berichten, dass ich bloß in drei unter zwölf (oder mehr) *sanguinea*-Kolonien *Lomechusa* und deren Larven traf (wovon zwei Kolonien Pseudogynen enthielten), in allen übrigen, die ich untersuchte, nicht. Ist das ein Kobold von Zufall oder stehen wir hier vor der Entdeckung eines der interessantesten Geheimnisse der Symbiose zwischen *Lomechusa* und ihren Wirten? Ich muss es wenigstens für angezeigt halten, weiter unten, bei der kausalen Erklärung der Pseudogynen, auch deren eventuellen Zusammenhang mit den *Lomechusa*-Larven zu erörtern.

Atemeles pubicollis (oder dessen Larven) habe ich erst in zwei *rufa*-Kolonien gefunden, in einer im Saminathal in Vorarlberg, in einer anderen bei Linz am Rhein. Sonderbarer Weise waren es dieselben Kolonien, in denen ich auch etwa 5% Pseudogynen fand! Sollte sich hier derselbe neckische Zufall wiederholt haben wie bei *F. sanguinea*? Bei dem großen Umfang der *rufa*-Nester und der Schwierigkeit, die *Atemeles* und ihre Larven in denselben zu finden — der Käfer selbst hält sich überhaupt nur etwa zwei Monate des Jahres bei *rufa* auf, sonst bei *Myrmica* — ist es auch verständlich, weshalb hier die aktuelle Koincidenz der Anwesenheit des Gastes mit den Pseudogynen viel schwerer nachzuweisen ist als bei *sanguinea*.

Ich mache noch auf andere einschlägige Thatsachen aufmerksam: Bei

sammen liegenden Nestern traf, die vielleicht einen gemeinsamen Ursprung hatten; so im Sommer 1887 in mehreren benachbarten Kolonien bei Exaeten, in jeder etwa 7 bis 8% der Gesamtzahl der *sanguinea*-Arbeiterinnen ausmachend; andererseits fand ich sie aber auch in stundenweit entlegenen isolierten Kolonien. In einigen Nestern betrug ihre Zahl etwa 20% der *sanguinea*-Arbeiterinnen, in den meisten höchstens 5 bis 7% oder weniger. In einigen dieser Kolonien bei Exaeten fand ich sie mehrere Jahre nacheinander, zum Teil in frisch ausgeschlüpften Exemplaren; andererseits begegneten sie mir aber auch plötzlich in Kolonien, in denen ich sie in früheren Jahren nicht bemerkt hatte. Es ist mir jedoch keine einzige Kolonie bekannt, in welcher die frisch entwickelten Arbeiterinnen konstant und sämtlich der pseudogynen Form angehört hätten¹⁾. Nur eine solche Beobachtung wäre von entscheidender Bedeutung gegen die Fütterungstheorie, und ich werde im laufenden Jahre diesen Kolonien deshalb größere Aufmerksamkeit schenken (vgl. Nachtrag). Exaeten habe ich noch nie in irgend einer *rufa*-Kolonie Pseudogynen gefunden; item auch nie *Atemeles pubicollis* oder dessen Larven trotz zehnjährigen eifrigen Suchens. Ferner waren im Jahre 1890 die Pseudogynen bei *F. sanguinea* besonders häufig, ebenso die *Lomechusa*. Im September desselben Jahres fand ich zum ersten Mal Pseudogynen in einer *pratensis*-Kolonie. Nun geht aber *Lomechusa strumosa* in Jahren, wo sie sehr häufig ist, nach Roger's Beobachtungen auch in die *pratensis*-Nester, und diese Ameise behandelt (nach meinen im Biol. Centralbl., 1892, S. 638 mitgeteilten Beobachtungen) den Käfer ebenso gastlich wie *sanguinea*.

Bei Feldkirch (Vorarlberg) und Mariaschein (Böhmen) fand ich zu derselben Zeit pseudogyne *sanguinea* und *Lomechusa*, ob auch in denselben Kolonien, habe ich nicht notiert und auch nicht in Erinnerung. Bei Davos (Graubünden) fand ich pseudogyne *rufa* und *rufa-pratensis* in mehreren Nestern (April und Anfang Mai 92). Da ich jedoch Anfang Mai abreiste und *Atemeles pubicollis* um jene Zeit noch bei *Myrmica* sein musste (vergl. Deutsch. Ent. Zeitschr., 1894, II. Heft, S. 281 ff.), zumal bei dem späten Beginn des Frühlings in einer Höhe von 1700 m, konnte ich ihn in den *rufa*-Nestern noch nicht finden. Also liegt hierin kein Gegenbeweis für einen eventuellen Nexus zwischen dem Gast und den Pseudogynen. Weshalb bei *F. fusca* und *rufibarbis* die entsprechenden *Atemeles*-Arten nicht (oder höchst selten) zu Pseudogynen Anlass geben, wird bei der kausalen Erklärung der letzteren zu untersuchen sein.

1) Auch Forel hat nichts darüber berichtet. Seine in „Fourmis d. l. Suisse“ S. 138 und im Biol. Centralbl., 1895, S. 90 u. 91 erwähnten Beobachtungen enthalten davon nichts, sondern besagen nur, dass frisch ausgeschlüpfte Exemplare der pseudogynen Form in jenen Nestern vorhanden waren. Aus Forel's Sammlung besitze ich 3 Exemplare aus dem angegebenen Nest der *F. rufa* am Uetliberg, mit „2. Uetliberg“ etikettiert. Das oberste der an derselben Nadel steckenden und somit beisammen gefangenen Exemplare ist eine ausgefärbte pseudogyne Arbeiterin, das mittlere eine frisch ausgeschlüpfte pseudogyne Arbeiterin, das unterste eine frisch ausgeschlüpfte normale Arbeiterin.

Die Färbung der pseudogynen Arbeiterinnen von *F. sanguinea* ist fast ausnahmslos weit heller als bei den normalen Arbeiterinnen, wenigstens jene des ganzen Rückens (pro-, meso- und metathorax); die Farbe des Kopfes dagegen ist nicht selten dunkler als bei der normalen Arbeiterform in derselben Kolonie, der dunkleren Färbung des Weibchenkopfes entsprechend. Die geringe Variabilität des Kolorites der pseudogynen *sanguinea* erklärt sich daraus, dass bei dieser Art die Weibchen und Arbeiterinnen sehr ähnlich gefärbt sind. Anders verhält es sich bei *Formica rufa* und *pratensis*, und hier zeigt deshalb die pseudogyne Form eine viel veränderlichere Färbung, die zwar meist dem dunklen Kolorit der Weibchen sich nähert, manchmal jedoch bei völlig ausgefärbten Exemplaren heller ist als bei den hellsten Arbeiterinnen derselben Kolonie.

Pseudogyne *rufa*-Arbeiterinnen fand ich in mehreren Kolonien von *F. rufa* in sp. u. Var. *rufo-pratensis* For. bei Feldkirch in Vorarlberg, von *F. rufa* in sp. u. Var. *rufo-pratensis* bei Davos in Graubünden (1700 m) und in einer Kolonie von *F. rufa* in sp. bei Linz am Rhein. Meine Notizen über eine der Kolonien *rufo-pratensis* im Saminathal bei Feldkirch enthalten Folgendes. Am 2. August 1891 fand ich in derselben eine überwiegende Zahl dunkel gefärbter normaler Arbeiterinnen, nur wenige helle von der *rufa*-Färbung, ferner etwa 5% gleichfalls meist dunkelgefärbte pseudogyne. Am 30. August untersuchte ich dasselbe Nest abermals genau und fand, dass fast der größere Teil der normalen Arbeiterinnen jetzt aus heller gefärbten, mehr rotrückigen Individuen¹⁾ (der reinen *rufa*-Färbung näher) bestand; die schwarzrückigen, an *pratensis* sich nähernden normalen Arbeiterinnen waren relativ weit seltener als vor einem Monat und ebenso auch die pseudogynen: es war also unterdessen ein bedeutender Prozentsatz normaler Arbeiterinnen von der *rufa*-Färbung neu dazugekommen, und unter den frischentwickelten bemerkte ich keine pseudogynen, die sich viel langsamer ausfärben und daher auch aus diesem Grunde kenntlich gewesen sein müssten. Da ich beidemal das Nest, um *Atemeles pubicollis* zu suchen, dessen Larven ich dort am 2. August fand, bis auf den Grund durchgesiebt hatte, kann keine erhebliche Anzahl von Individuen meiner Beobachtung entgangen sein.

Die Färbung der pseudogynen *rufa*-Individuen bietet, wie schon oben angedeutet, die äußersten Extreme dar. Ein ausgefärbtes Exemplar von der Größe einer mittleren Arbeiterin, aus einem Neste von *rufa* i. sp. (Feldkirch), hat die Kopffärbung der Arbeiterinnen derselben Kolonie, nämlich Hinterkopf, Stirn und eine Längslinie auf dem

1) Dieselben waren bereits ganz oder fast ganz ausgefärbt, mit rotbraunem Rücken, dunklerem Kopf und seidenschwarzem Hinterleib; unausgefärbte Individuen der *pratensis*-Färbung haben einen schmutzig-gelbbraunen Rücken, keinen rotbraunen.

Clypeus dunkel; die Brustfärbung ist noch heller als die der Arbeiterin, der ganze Rücken mit Ausnahme des scharf abgegrenzten schwarzen Scutellum und Postscutellum gelbrot, ebenso auch die Schuppe und die Basis des ersten Hinterleibssegments. Von der Brustfärbung des Weibchens hatte es also nur die Färbung der speziell weiblichen Stücke, die bei der Arbeiterin fehlen. Der Hinterleib ist völlig glanzlos, also in der Sculptur wie in der Form ergatoid. Ueberhaupt kenne ich unter allen pseudogynen *rufa*-Individuen kein einziges, das eine weibliche Abdominalsculptur besäße; das Aeußere entspricht also ganz dem Innern, nämlich der schwachen (ergatoiden) Entwicklung der Ovarien. Die Thoraxfärbung jenes Individuums ist dagegen eine Ausnahme von der gewöhnlichen Färbung der pseudogynen *rufa*. Bei der Mehrzahl ist die ganze Scheibe des Pro- und Mesonotum schwarz oder schwärzlich in größerer oder geringer seitlicher Ausdehnung, also dem Weibchen in der Färbung wie in der Gestalt verwandt. Selbst bei sehr hellen *rufa*, deren Arbeiterinnen einen ganz roten Rücken besaßen, fand ich Pseudogyne mit ganz schwarzem Rücken, jedoch mit Ausnahme des Metanotums, das stets (wie auch bei den Weibchen) hell bleibt. Bei den heller gefärbten Pseudogynen, die in der Thoraxfärbung der helleren Arbeiterform gleichen, ist außer dem normalen dunklen Fleck auf dem Pronotum fast immer noch ein zweiter auf dem Scutellum vorhanden, der natürlich bei der Arbeiterin fehlt. Die Sculptur des Thorax der Pseudogynen bleibt fast ganz ergatoid, d. h. matt, selbst die des Scutellums, das niemals stark glänzend wie beim Weibchen, sondern höchstens seidenglänzend wird, und auch das nur in sehr seltenen Fällen.

Zwischen den mannigfaltigen Variationen der Gestalt und jenen der Färbung des Thorax der Pseudogynen besteht kein gesetzmäßiger Zusammenhang; Individuen mit breiterem mehr gynaikoidem Rücken können hell, also ergatoid, gefärbt sein und umgekehrt. In beiden Mischungen herrscht jedoch ausnahmslos völlige laterale Symmetrie.

Bei *Formica pratensis* Deg., die übrigens in Holl. Limburg (wie in der Schweiz nach Forel) mit der Var. *rufo-pratensis* der *F. rufa* fast unmerkliche Uebergänge in Färbung der Arbeiterinnen bildet, habe ich zweimal (bei Exaeten) Pseudogynen gefunden, darunter einmal (im September 1890) in einer Kolonie etwa 12⁰/₁₀. Obwohl die Arbeiterinnen dieser Art ohnehin einen fast ganz schwarzen Rücken haben, sind die Pseudogynen trotzdem nicht ausnahmslos dunkel gefärbt; eines jener Individuen hat einen rotgelben Rücken mit scharfbegrenztem schwarzen Fleck am Hinterrand des Pronotums, einen leisen bräunlichen Anflug auf der Mitte des Pronotums und ein scharfbegrenzt schwarzes Scutellum und Postscutellum, also ganz wie bei manchen Pseudogynen von *rufa* i. sp. Ein einzelnes Individuum von *F. pratensis*.

das in der Gestalt des Thorax wenig von der Arbeiterin abwich (nur durch etwas stärker gewölbten Mittelrücken und Flügelansatzspuren, während Scutellum und Postscutellum fehlen), dabei aber die schwarze, seidenglänzende Färbung des weiblichen Thorax besaß, fing ich im März 1886; es ist durch die weibliche Thoraxsculptur von den anderen mir bekannten Pseudogynen verschieden.

Das Benehmen sämtlicher Pseudogynen ist, wie Forel schon bemerkt, feige und faul. Keine einzige derselben suchte mich beim Plündern der betreffenden Nester zu beißen, obwohl ich zum Ausieben der Gäste oft stundenlang bei denselben kniete; es war das gerade Gegenteil von den wütend sich verteidigenden normalen Arbeiterinnen. Es macht fast den Eindruck, als ob die Pseudogynen sich als verunglückte Existenzen fühlten. In mehreren Beobachtungsnestern von *sanguinea*, die ich im Zimmer hielt, beteiligten sie sich weder an den Erdarbeiten noch an der Pflege der Brut; sie liefen jedoch öfter im Neste umher als die Weibchen. Ihre Lebenszähigkeit scheint geringer als jene der normalen¹⁾; nach mehreren Monaten war keine mehr am Leben, obwohl frisch entwickelte Individuen dabei waren und die kleine Kolonie sonst gut gedieh. Erklärungsversuche am Schluss. . .

Ad 5. — Mikrogyne Form. — Kleine Weibchen, die vollkommen geflügelt sind und von der normalen Weibchenform nur durch viel geringere (oft nur halbe) Größe und etwas schmälere Thorax sich unterscheiden, fand ich bei *Myrmica laevinodis* und *ruginodis*, bei *Formica fusca*, *Leptothorax acervorum* und *Formicoxenus nitidulus*. Bei der erstgenannten Ameise sind die Mikrogynen am auffallendsten. In der Umgegend von Exaeten traf ich sie mehrmals (besonders im Sept. 1886!) und zwar meist in größerer Anzahl in einer Kolonie beisammen, zugleich mit einer oder mehreren makrogynen entflügelter Königinnen, aber nicht mit makrogynen geflügelten Weibchen, deren Stelle sie somit in jenen Kolonien zu vertreten schienen. Während die normalen Weibchen von *Myrmica laevinodis* die doppelte Größe der Arbeiterin besitzen, sind diese Mikrogynen nur so groß wie die Arbeiterform, niemals größer; Uebergänge zwischen der mikrogynen und der makrogynen Form sind mir bei *Myrmica* unbekannt. Auch unter den zahlreichen, von Prof. A. Förster ehemals bei Aachen mit dem Schöpfnetz gefangenen Mikrogynen von *laevinodis* finden sich (in meiner Sammlung) nur solche von der Größe der Arbeiterin. Da Förster ihr Verhältnis zu der normalen Form von *laevinodis* nicht kannte, hatte er auf die kleine Weibchenform eine eigene Art *Myrmica isomorpha* Först. i. l. begründet.

1) In freier Natur dürfte ihre Lebensdauer jedoch meist länger sein, wenigstens ein Jahr oder darüber; denn ich habe bereits im März und April ausgefärbte Pseudogynen in *sanguinea*-Nestern bei Exaeten (z. B. aus dem Jahre 88 nach meinen Sammlungsetiquetten) in beträchtlicher Zahl gefunden

Im August 1890 traf ich in einem Neste von *Myrmica ruginodis* bei Feldkirch (Vorarlberg) eine Anzahl geflügelter Weibchen, die sämtlich etwas kleiner waren als die Arbeiterinnen derselben Kolonie; größere geflügelte Weibchen waren auch hier nicht vorhanden. In mehreren Nestern von *Formica fusca* (bei Exaeten) fanden sich neben befruchteten alten Weibchen von normaler Größe auch solche, die viel kleiner waren, manchmal kaum größer als die Arbeiterform. Es waren fast immer entflügelte Individuen, die jedoch vollkommen geflügelt gewesen sein mussten, wie man an ihrer Brustbildung sah; einigemal fing ich auch ein vereinzelt geflügeltes Weibchen der mikrogynen Form zur Zeit des Paarungsfluges, jedoch nur solche von mittlerer Größe. Bei *F. fusca* kommen zwischen der normalen makrogynen und der ausnahmsweisen mikrogynen fast kontinuierliche Uebergänge in der Körpergröße vor; zwischen den Mikrogynen und der Arbeiterform existieren keine Uebergänge, da auch die kleinsten Weibchen keine Arbeitercharaktere zeigen.

Bei *Leptothorax acervorum*, wo die Größendifferenz zwischen Weibchen und Arbeiterin nur gering ist, leiten die Mikrogynen zu den unter Nr. 6 angeführten Mischformen über. Bei dieser Art scheinen die Mikrogynen überhaupt fast häufiger als die Makrogynen und die Unterscheidung der ersteren von den Arbeiterinnen erfordert bei entflügeln Exemplaren eine genaue Besichtigung mit der Lupe. Geflügelte Weibchen von der Größe der Arbeiterin, die zugleich meist durch helleren gelbbraunen Thorax von den schwarzbraunen ♀ abwichen, fand ich im Juli 1889 bei Exaeten in einer Kolonie in Mehrzahl; einige derselben hatten die dunklere Weibchenfärbung, andere die hellere der Arbeiterin. Hellgefärbte geflügelte Mikrogynen, die sogar etwas kleiner sind als die größten Arbeiterinnen derselben Kolonie, fand auch Herr Dr. Otto Nickerl bei Neuhaus in Böhmen (in meiner Sammlung). Ganz allmähliche Größentübergänge von geflügelten dunkleren Mikrogynen zu ebenso gefärbten Makrogynen traf ich im August 1891 am Arlberg in einer *acervorum*-Kolonie unter einem Steine. Hier sind also die Mikrogynen nicht bloß in der geringeren Größe und der schmalen Brust, sondern meist auch in der Färbung ergatoid, und die Uebergänge zwischen Mikrogynen und Makrogynen sind außer in der Brustform ganz allmähliche. Individuen, die auch in der Thoraxbildung allmähliche Uebergänge zwischen ♀ und ♂ bilden, rechne ich nicht hieher, sondern unter Nr. 6.

Aehnlich wie bei *Leptothorax acervorum* F. verhalten sich die Mikrogynen bei *Formicoxenus nitidulus* Nyl., jedoch mit dem Unterschiede, dass sie hier, wenigstens nach meinen Beobachtungen in Holl. Limburg, Rheinland und Vorarlberg, nie so klein sind wie die kleinsten Arbeiterinnen, was bei jener Art nicht selten vorkommt, sondern in der Größe den Makrogynen näher stehen; die kleinsten Mikrogynen

sind wenigstens so groß wie die allergrößten Arbeiterinnen.' In der Färbung sind die kleinsten Mikrogyne den Arbeiterinnen gleich, die größeren nähern sich allmählich der dunkleren Färbung der eigentlichen Weibchen; letztere Uebergänge sind häufiger als die extremen Mikrogyne, von denen ich nur wenige typische Exemplare besitze (Exaeten, Juli 1886, bei *F. rufa* in Mehrzahl in einer *Formicoxenus*-Kolonie; vergl. Deutsch. Ent. Zeitschr., 1887, S. 120); dieselben sind sämtlich geflügelt. Es fällt mir auf, dass alle flügellosen und befruchteten Weibchen von *Formicoxenus*, die ich teils als Königinnen in ihren Kolonien, teils isoliert zur Gründung neuer Kolonien in Haufen von *F. rufa* oder *pratensis* traf, entweder der dunklen makrogynen Form angehörten oder ihr wenigstens näher standen als den hell gefärbten Mikrogyne. Zwischen letzteren und der unter Nr. 6 zu erwähnenden Form besteht auch bei *Formicoxenus* ein bei entflügelt Individuen an der Form des Mesonotums stets (mit der Lupe) sichtbarer Unterschied.

Forel fand in der Schweiz Mikrogyne („petites femelles“ Fourm. d. l. Suisse, p. 138c) bei *Myrmica laevinodis* und *rubida*, bei *Leptothorax acervorum* und *Formicoxenus nitidulus* (*Stennamma Westwoodi* ant.); Adlerz in Schweden (*Myrmecol. studier*, II, p. 77) bei *Myrmica scabrinodis*, *Leptothorax acervorum*, *muscorum* und *tuborum*.

Ad 6. — Ergatogyne Mischformen. — In einer Kolonie von *Leptothorax acervorum* F. bei Blijenbeck im nördlichen Holl. Limburg fand ich im September 1884 eine Kolonie, in welcher manche Individuen einen völligen Uebergang zwischen Arbeiterin und Weibchen zugleich in der Größe, der Färbung und der Bildung der Brust bildeten; ebenso einigemal bei *Formicoxenus nitidulus*¹⁾, z. B. im Mai 1888 in einer in einem *rufa*-Nest bei Exaeten befindlichen Kolonie. Das breitere, flachere, nach hinten scharfkantigere und mit Flügelansatz versehene Mesonotum hält zwischen demjenigen der Weibchen und Arbeiterinnen fast die Mitte, bildet also einen Uebergang in der Brustbildung, der bei den Mikrogyne (Nr. 5) nicht vorkommt. Wahrscheinlich wird man auch bei anderen Ameisenarten, deren Weibchen von den Arbeiterinnen sich wenig unterscheiden, neben Mikrogyne auch ergatogyne Mischformen finden. Solche Arten sind gerade das Gegenteil jener, bei denen Weibchen und Arbeiterinnen durch kolossale Unterschiede in der Körpergröße (*Solenopsis fugax*, *Tetramorium caespitum*) oder auch überdies in der Körperform (*Atta*) getrennt sind²⁾,

1) Auch Adlerz fand diese Zwischenform bei *Formicoxenus*.

2) V. Ihering hat in einer übrigens besonders in zoogeographischer Beziehung bemerkenswerten Arbeit über „die Ameisen von Rio Grande do Sul“ (Berl. Ent. Zeitschr., XXXIX, 1894, Heft III) S. 360 auf Grund seiner Studien an *Atta* die Vermutung ausgesprochen, dass die Spezialisierung der Stände bei den Ameisen in direktem Verhältnisse zu der Körpergröße der

und bei denen keinerlei Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterin vorkommen. Hiemit schließe ich die Uebersicht über die mir bekannten ergatogynen Formen bei den Ameisen. (Vgl. Nachtrag!)

Zur Erklärung. Berücksichtigen wir zuerst einige allgemeine Gesetzmäßigkeiten, die sich aus dem Vergleiche der Ergatogynen mit den Hermaphroditen ergeben.

1) Die Ergatogynen kommen nicht bei allen Ameisenarten vor, sondern bestimmte Arten zeigen eine ausgesprochene Neigung zu dieser Form von Ergatogynen, andere zu einer anderen, andere endlich zu gar keiner. Bei den Hermaphroditen findet eine solche gesetzmäßige Verteilung nicht statt.

2) Die Ergatogynen kommen bei bestimmten Arten auffallend häufig vor, so z. B. die Pseudogynen bei *Formica sanguinea*, wo sie ungefähr in 10% sämtlicher Kolonien in der Umgegend von Exaeten sich finden; ebenso auffallend ist das häufige Auftreten der Mikrogynen bei *Myrmica laevinodis* und *Leptothorax acervorum*; fast noch auffallender die Häufigkeit der ergatoiden Weibchen bei *Polyergus*. Auch in dieser Häufigkeit des Auftretens zeigen die Ergatogynen einen bedeutsamen Unterschied von den Hermaphroditen.

3) Bei keiner der ergatogynen Formen, selbst nicht bei den Pseudogynen, die doch einen durchaus krüppelhaften Eindruck machen und in der Brustbildung die mannigfaltigste Verquickung von Weibchen- und Arbeitercharakteren aufweisen, zeigt sich jemals laterale Asymmetrie, während unter den Hermaphroditen, besonders bei den Ameisen, die lateral-asymmetrische (lateral-hermaphroditismus, meist partieller, selten totaler) weitaus die häufigste Kombinationsform von männlichen und weiblichen resp. von männlichen und ergatoiden Charakteren bildet.

Alle diese drei Unterschiede zwischen Ergatogynen und Hermaphroditen bestehen auch zwischen Ergatogynen und eigentlichen Monstruositäten, die übrigens bei Ameisen äußerst selten sind¹⁾.

Aus diesem dreifachen Unterschiede schließe ich, dass die Ergatogynen einen wesentlich verschiedenen Ursprung haben von den Zwitterformen und Missbildungen. Die Monstruositäten können auf einem Embryonaldefekt oder auf einer Verwundung während des Larven- oder Puppenstandes beruhen; die Hermaphroditen nur auf einem Embryonaldefekt. Die bei den Hermaphroditen der Ameisen so häufige laterale Asymmetrie erklärt sich daraus, dass Männchen und Weibchen (inklusive

Arten stehe. Dies ist in seiner Allgemeinheit unrichtig. Die größte Differenz zwischen Weibchen und Arbeiterin besteht in Europa gerade bei zwei der kleinsten Arten (*Solenopsis fugax* und *Tetramorium caespitum*), steht also nicht zur Körpergröße, sondern eher zum Volkreichtum der Kolonien in direktem Verhältnis.

¹⁾ Vergl. Forel, *Forum. d. l. Suisse*, p. 143 u. 144.

Arbeiterin) aus verschiedenen Eiern hervorgehen, die ersteren aus unbefruchteten, die letzteren aus befruchteten. Würden die Ergatogynen wie die Hermaphroditen aus der zufälligen Verbindung zweier differenter Keime oder Keimanlagen entstehen, so wäre auch bei ihnen laterale Asymmetrie unvermeidlich. Also besitzen die Eier der Arbeiterinnen und der Weibchen dieselbe Keimanlage, d. h. beide gehen aus gleichen Eiern hervor, deren Entwicklung zu Weibchen oder zu Arbeiterinnen von den „postembryonalen Entwicklungsreizen“ (wohl besonders, wie auch Weismann und Emery glauben, durch Quantität resp. Qualität der Nahrung) bestimmt wird. Falls auch sämtliche ergatogyne Formen in ihrer individuellen Entstehung postembryonalen (somatogenen) Ursprungs wären, bliebe doch die stets symmetrische Mischung der weiblichen und der Arbeitercharaktere nur unter der Voraussetzung erklärlich, dass Weibchen und Arbeiterin verschiedene Richtungsdivergenzen ein und derselben Keimanlage darstellen. Wie somit die Differenzierung der Weibchen, Arbeiter und Soldaten in ihrer eigenartigen, bei verschiedenen Gattungen oft so sehr verschiedenen Form stets blastogen in ihrer Anlage, nur in ihrer Realisierung somatogen ist, so sind auch die verschiedenen Formen der Ergatogynen jedenfalls in ihrer Anlage blastogen und höchstens in der tatsächlichen Realisierung derselben somatogen.

Ueber die Keimesanlage lässt sich weiter nichts sagen, da sie sich unserer Beobachtung entzieht; die äußeren Faktoren dagegen, die möglicherweise als Entwicklungsreize nach dieser oder jener Richtung eingreifen, liegen der biologischen Forschung näher. Bevor wir auf dieselben näher eingehen, sei nur noch bemerkt, dass die ergatoiden Weibchen mir den Eindruck einer Exzessbildung der Arbeiteranlage machen, die pseudogynen Arbeiterinnen dagegen im Gegenteil den Eindruck einer Hemmungsbildung der Weibchenanlage. Gehen wir nun zu den einzelnen Klassen der Ergatogynen über.

Zu Nr. 1 und 2. — Daran, dass die Ameisen eine besondere Neigung zur Erziehung von Ersatzweibchen besitzen, ist nach den unter Nr. 2 mitgeteilten Beobachtungen nicht zu zweifeln. Psychologisch ist dieselbe nur eine Modifizierung ihres Brutpflegeinstinktes und beruht wie dieser subjektiv auf dem Vergnügen, das die Pflege der Eier, Larven und Puppen ihnen bereitet. Dass auch in freier Natur in Kolonien, die kein befruchtetes Weibchen mehr besitzen, einzelne Arbeiterinnen zu Ersatzköniginnen herangezogen werden und dass auf ihrer Parthenogenesis die oft große Menge von Männchen in solchen altersschwachen Kolonien beruht, ist mehr als eine bloße Hypothese. Wenden wir diese an den gynaikoiden Arbeiterinnen gemachten Beobachtungen an auf die ergatoiden Weibchen. Ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass auch sie das Produkt eines solchen Zuchtungsinstinktes sind, nur mit dem Unterschiede, dass derselbe

bereits in eine frühere Periode ihrer individuellen Entwicklung eingreift und deshalb vollkommeneren Erfolge erzielt? Darüber habe ich schon früher (Stett. Ent. Zeitg., 1890, S. 304) eine Vermutung ausgesprochen, die ich hier näher begründen will.

(Fortsetzung folgt.)

Litteratur-Nachtrag und Berichtigungen

zu dem Aufsatz des Herrn Haacke in Nr. 13—15.

Zitierte Litteratur.

- Driesch, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.
 Haacke, Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.
 —, Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl., 1894.
 —, Die Formenphilosophie von Hans Driesch und das Wesen des Organismus. Biol. Centralbl., 1894.
 —, Schöpfung und Wesen der Organismenform. Naturwissenschaftliche Wochenschrift. Berlin 1894.
 —, Ueber Wesen, Ursachen und Vererbung von Albinismus und Scheckung und über deren Bedeutung für vererbungstheoretische und entwicklungsmechanische Fragen. Biol. Centralbl., 1895.
 —, Die Bedeutung der Befruchtung und die Folgen der Inzestzucht. Biol. Centralbl., 1895.
 Haeckel, Systematische Phylogenie, I. Berlin 1894.
 O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.
 —, Zeit- und Streitfragen der Biologie, I. Jena 1894.
 Roux, „Einleitung“ zum Archiv für Entwicklungsmechanik. Leipzig 1894.
 de Vries, Intrazelluläre Pangenesis. Jena 1889.
 Weismann, Das Keimplasma. Jena 1892.
 —, Aeusere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.

Druckfehler in Nr. 14:

S. 554 Z. 22 v. o. lies	„zu“	statt	„nu“
„ 555 „ 2 „ „ „	„aus, und“	„	„aus und“
„ 555 „ 6 „ „ „	„haben und“	„	„haben, und“

In Nr. 15:

„ 562 „ 5 v. u. „	„Weismann, „ist“	„	„Weismann, ist“
„ 564 „ 16 „ „ „	„zweiseitig-symmetrisches“	„	„zweiseitig symmetrisches“
„ 565 „ 20 „ „ „	„Zu den“	„	„Von den“
„ 568 „ 18 „ „ „	„zellen erstrecken. Diese aber erben“	statt	„zellen übertragen. Diese aber vererben“.

In dem Aufsatz des Herrn Minot in Nr. 15 sind infolge verspäteten Eingangs der Revision folgende Fehler stehen geblieben, die wir zu berichtigen bitten:

S. 573 Z. 24 v. o. lies	„ <i>Pelomyxa</i> “	statt	„ <i>Pelomyra</i> “
„ 585 „ 17 „ „ „	„law“	„	„larv“
„ 585 „ 22 „ „ „	„law“	„	„larv“.

67. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Lübeck.

16. bis 21. September 1895.

Allgemeine Tagesordnung.

Montag, den 16. September. Morgens 11. Uhr: I. Allgemeine Sitzung in der Hauptturnhalle. 1) Eröffnung durch den ersten Geschäftsführer. 2) Mitteilungen des Vorsitzenden Herrn Wislicenus (Leipzig). 3) Vortrag des Herrn Klebs (Basel): Ueber einige Probleme aus der Physiologie der Fortpflanzung. 4) Vortrag des Herrn Behring (Marburg): Ueber die Heilserum-Frage. Nachmittags 3 Uhr: Bildung und Eröffnung der Abteilungen. Abends 7 Uhr: Gesellige Vereinigung im Tivoli.

Dienstag, den 17. September: Morgens 9 Uhr: Sitzungen der Abteilungen. Wahl der Wahlmänner für den wissenschaftlichen Ausschuss. Mittags 12 Uhr: Besichtigung der Weinläger einiger Lübecker Weingrossfirmen. Nachmittags: Sitzungen der Abteilungen. Abends 6 Uhr: Gartenfest und Commers in der Deutsch-nordischen Handels- und Industrie-Ausstellung, gegeben vom Senat der freien und Hansestadt Lübeck.

Mittwoch, den 18. September: Morgens 9 Uhr: Wahl des wissenschaftlichen Ausschusses in der Hauptturnhalle. Morgens 10 Uhr: II. Allgemeine Sitzung daselbst. 1) Vortrag des Herrn Riedel (Jena): Ueber chirurgische Operationen im Gehirn. 2) Vortrag des Herrn Meyer (Heidelberg): Probleme der Atomistik. 3) Vortrag des Herrn von Rindfleisch (Würzburg): Ueber Neo-Vitalismus. 4) Geschäftssitzung der Gesellschaft. Nachmittags: Sitzungen der Abteilungen. Nachmittags 5 Uhr: Festessen im Ratsweinkeller. Abends von 6 Uhr an: Gesellige Vereinigung im Colosseum.

Donnerstag, den 19. September: Sitzungen der Abteilungen. Abends 8 Uhr: Festball im Theater.

Freitag, den 20. September: Morgens 9 Uhr: III. Allgemeine Sitzung in der Hauptturnhalle. 1) Vortrag des Herrn Credner (Greifswald): Ueber die Ostsee und ihre Entstehung. 2) Vortrag des Herrn Ostwald (Leipzig): Die Ueberwindung des wissenschaftlichen Materialismus. Nachmittags: Sitzungen der Abteilungen. Ausflüge der Abteilungen nach Mölln und Travemünde.

Sonnabend, den 21. September: Morgens 8 Uhr: Gemeinsame Fahrt in See nach Neustadt. Von dort mit Extrazug nach den ostholsteinischen Seen (Eutiner, Keller, Dieck-, Ugleisee). Abends nach Lübeck zurück.

Uebersicht über die Abteilungen.

6. Abteilung: Botanik. 1) Prof. Dr. von Fischer-Benzon in Kiel: Zur Geschichte unseres Beerenobstes. — 2) Prof. Dr. Kohl in Marburg: Ueber Assimilationsenergie. — 3) Prof. Dr. H. Molisch in Prag: a. Untersuchungen über die Ernährung der Süßwasseralgen. b. Weitere Untersuchungen über die mineralische Nahrung der Pilze.

7. Abteilung: Zoologie. 1) Prof. Dr. W. Blasius in Braunschweig: Thema vorbehalten. — 2) Privatdozent Dr. C. Apstein in Kiel: Biologie des Süßwasserplankton. — 3) Dr. H. Lenz in Lübeck: Demonstrationen. — 4) Prof.

Dr. K. Brandt in Kiel: Thema vorbehalten. — 5) Dr. H. Brockmeier in M.-Gladbach: Einige Mitteilungen über Mollusken. — 6) Prof. F. Heinecke auf Helgoland: Thema vorbehalten. — Für gemeinsame Sitzungen mit andern Abteilungen: 7) Arthur J. Speyer in Altona: Demonstrationen (mit Abteilung 8, Entomologie).

10. Abteilung: Ethnologie und Anthropologie: 1) Oberlehrer P. Sartori in Dortmund: Die Sitte des Bauopfers. — Für gemeinsame Sitzungen mit andern Abteilungen: 2) Leo von Frobenius in Dresden-Loschwitz: Maskenkunde im Allgemeinen und die Masken Afrikas und Ozeaniens (mit Abteilung 11, Geographie).

24. Abteilung: Anatomie. Prof. Dr. von Brunn in Rostock: Ueber Wachstum und Schichtung der Nägel.

25. Abteilung: Physiologie. 1) Prof. Dr. M. v. Frey in Leipzig: Ueber die Sinnesorgane der Haut. — 2) Physikus Dr. Schrakamp in Schönberg: Ueber aktive Funktionen des Bindegewebes. — 3) Prof. Dr. J. Nauk in Berlin: Thema vorbehalten. — Für gemeinsame Sitzungen mit andern Abteilungen: 4) Prof. v. Zehender in München: Ueber die im eigenen Auge wahrnehmbare Bewegung des Blutes und der Fuscinkörperchen im retinalen Pigmentepithel. (Mit Abteilung 19, Augenheilkunde, sowie Abteilung 2, Physik.)

Die wertvolle Bibliothek des verstorbenen berühmten Leipziger Physiologen, Geheimrat Prof. Dr. Carl Ludwig, circa 23,000 Nummern umfassend, ging in den Besitz des Antiquariats von Th. Stauffer in Leipzig über. Dieselbe enthält u. A. eine Sammlung von 10,000 Sonderabdrücken, Gelegenheitschriften und Dissertationen über Anatomie, Physiologie und einschlagende Fächer.

Die äußerst wertvolle Bibliothek des bekannten Chemikers an der Universität München Prof. Krüss ist in den Besitz von Gustav Fock in Leipzig übergegangen. Ein Katalog befindet sich in Vorbereitung und wird gratis, franko versandt.

*Einsendungen für das Biol. Centralblatt bittet man an die Redaktion, Erlangen, physiol. Institut, Bestellungen sowie alle geschäftlichen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Inserate bezüglichen Mitteilungen an die Verlagshandlung **Eduard Besold, Leipzig, Salomonstr. 16**, zu richten.*

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band

1. September 1895.

Nr. 17.

Inhalt: Wasmann, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung (Schluss). — Johannessen, Einige Erfahrungen über subkutane Injektionen mit Kochsalzlösungen und antidiphtherischem Serum bei tuberkulösen und nichttuberkulösen Individuen. — Methoden zur Messung des respiratorischen Gaswechsels. — Schenkling, Nomenclator coleopterologicus. — Schenk, Physiologisches Praktikum. — Tagesordnung der 30. Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege zu Stuttgart.

Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung.

Von **E. Wasmann** S. J. in Exaeten bei Roermond.

(Schluss.)

Die bei *Polyergus* viel öfter als bei anderen Ameisen vorkommenden ergatoiden Weibchen dürften darauf zurückzuführen sein, dass die Hilfsameisen einzelnen Arbeiterinnenlarven von *Polyergus*, die schon über das Stadium hinaus sind, in welchem bei den weiblichen Larven die Flügelanlage sich zu entwickeln pflegt, besondere Pflege zuwenden. Daher können aus diesen Larven keine geflügelten Weibchen, sondern nur noch ergatoide hervorgehen; denn der einzige wesentliche zwischen beiden bestehende Unterschied ist in der Brustbildung; dieser wird aber durch die Flügelentwicklung bedingt. Wenn wir annehmen, dass in dem weiblichen, d. h. dem befruchteten Ei die Anlage zur Entwicklung der Weibchencharaktere wie der Arbeitercharaktere liege, deren Aktualisierung von den äußeren Entwicklungsreizen abhängt, so scheint diese Hypothese keine wesentliche Schwierigkeit zu enthalten. Wir müssen nur annehmen — besonders wegen des Vergleichs mit den Mikrogynen (Nr. 5) —, dass bei den Larven von *Polyergus* die aktuelle Differenzierung der Arbeiterinnen von den Weibchen, die durch die verschiedene Flügelentwicklung erfolgt, relativ früh eintrete; denn, dass die Hilfsameisen die Entwicklung der Flügelanlage bei den bereits größeren weiblichen Larven durch irgend ein

Wir haben also bloß die Wahl zwischen zwei Möglichkeiten: entweder beruhen die ergatoiden Weibchen auf einer besonderen Mischung der Weibchen- und Arbeiteranlage schon in dem befruchteten Ei, die den übrigen Eiern fehlt, aus denen normale Weibchen und Arbeiterinnen von *Polyergus* werden, oder sie beruht auf einer durch den Züchtungsinstinkt der Arbeiterinnen veranlassten Modifikation der postembryonalen Entwicklung, die den Eindruck einer Exzessbildung der Arbeiterinnencharaktere macht und dadurch entsteht, dass einer Arbeiterinnenlarve, welche die weitere Entwicklung der Flügelbildung bereits verpasst hat, die Pflege einer Weibchenlarve zu Teil wird. Ich ziehe letztere Annahme als die wahrscheinlichere und der Analogie mit den gynaikoiden Arbeiterinnen entsprechendere vor. Dass die spezielle Pflege jener zu Ersatzweibchen bestimmten Arbeiterinnenlarven zu der bedeutenden Körpergröße und der starken Entwicklung der Ovarien der Ergatoiden den Anlass geben kann, ist auch durch die Analogie mit den Bienen völlig begründet, die ebenfalls aus noch jungen Arbeiterinnenlarven Ersatzköniginnen erziehen.

Man könnte jedoch gegen diese Züchtungshypothese der ergatoiden *Polyergus*-Königinnen folgende Schwierigkeit erheben. Es ist nicht dem Zufall zuzuschreiben, dass die ergatoiden Weibchen gerade bei *Polyergus* so häufig sind, im Gegenteil, dieselben scheinen, wie bereits oben gezeigt wurde, den bestimmten Zweck zu haben, eine Kompensation für die großen Schwierigkeiten zu bieten, die der Gründung neuer Kolonien von *Polyergus* entgegenstehen. Es fragt sich also: wie kommen die *fusca*, die doch in ihren selbständigen Kolonien fast nie ergatoide Weibchen erziehen, auf den Einfall, bei *Polyergus* es anders zu machen? Ein spezieller, nur bei den in gemischten Kolonien lebenden *fusca* vorhandener Instinkt ist sogar ganz unmöglich, weil der genetische Zusammenhang zwischen den Hilfsameisen verschiedener *Polyergus*-Kolonien fehlt, also keine Vererbung desselben stattfinden kann. Aber ich glaube, wir brauchen einen solchen speziellen Instinkt gar nicht. Die *fusca* haben nach meinen Beobachtungen meist mehrere Königinnen in ihrem Neste, oft sogar in sehr kleinen, kaum hundert Arbeiterinnen zählenden Kolonien. Daher können sie bei *Polyergus*, wo sie in zehnfacher Anzahl zusammenkommen, auch das Bestreben haben, außer einer schon vorhandenen *Polyergus*-Königin noch andere zu erhalten. Wenn sie nun nach dem Paarungsfluge der geflügelten Geschlechter von *Polyergus* keines der befruchteten Weibchen für ihre Kolonie gewinnen, weil dieselben zu weit verschlagen wurden¹⁾, so liegt es nahe, dass sie aus noch vorhandenen Larven

1) Bei der relativen Seltenheit der *Polyergus*-Kolonien ist die Wahrscheinlichkeit, dass die geflügelten Geschlechter weit von ihrer Heimat verschlagen werden, um so größer, weil gewöhnlich Geschlechtsindividuen aus verschie-

neue Weibchen zu erziehen suchen; sind das aber gerade nur solche, die ursprünglich zu Arbeiterinnen bestimmt waren und bereits die Entwicklung der Flügelanlage verpasst haben, so werden die *fusca* statt der normalen Weibchen diesmal ergatoide erziehen. So denke ich mir die Sache.

Wir müssen hier der Erklärung zu Nr. 5 (Mikrogynen) etwas vorgreifen. Bei *F. fusca* sind statt der ergatoiden die mikrogynen Weibchen besonders häufig und zwar in verschiedenen Größenstufen. Vielleicht ist es ein und derselbe Züchtungsinstinkt, der in den selbständigen *fusca*-Kolonien die mikrogynen *fusca*-Weibchen und in den *Polyergus-fusca*-Kolonien die ergatoiden *Polyergus*-Weibchen veranlasst? Wir brauchten nur anzunehmen, dass bei *F. fusca* die Differenzierung der Flügelanlage, die den Scheideweg zwischen der weiblichen und der ergatoiden Körperform bildet¹⁾, in einem späteren Stadium des Larvenlebens vor sich gehe; dann könnten hier auch ältere Arbeiterinnenlarven durch veränderte Ernährung noch zu echten, wenngleich kleineren Weibchen erzogen werden. Daraus würden sich auch die bei *fusca* vorhandenen Uebergänge der mikrogynen zu der makrogynen Form erklären, während die ergatoiden Weibchen keine Uebergänge, weder zu den Arbeiterinnen noch zu den Weibchen aufweisen; denn je früher die entscheidende Differenzierung zwischen der Entwicklung der Körperform von Arbeiterin und Weibchen eintritt, desto schärfer müssen sich die Unterschiede der ergatoiden Weibchen von den beiden anderen Formen ausprägen. Der tiefste Grund, weshalb bei *Polyergus* die ergatoiden Königinnen häufiger sind als bei anderen Arten, liegt also doch immer in der spezifischen Entwicklungsanlage von *Polyergus*, ohne welche der Züchtungsinstinkt der Hilfsameisen vielleicht eine andere Form von Ergatogynen, aber nicht eben diese erzielen würde.

Zu Nr. 2. — Ueber die gynaikoiden Arbeiterinnen, die nur gewöhnliche Arbeiterinnen mit etwas über das Normalmaß entwickelten Ovarien sind, brauche ich wohl nichts weiter zu bemerken. Dass sie zur Parthenogenesis besonders veranlagt sind und deshalb eventuell zu Ersatzweibchen herangefüttert werden, kann nicht befremden. Zwischen den ergatoiden Weibchen und den gynaikoiden Arbeiterinnen besteht nach meiner Ansicht dieser genetische Unterschied, dass erstere schon in einem bestimmten Stadium des Larvenlebens, letztere erst als Imagines zu jenem Zwecke herangezogen werden.

Zu Nr. 3. — Auf die Erklärung der makroergaten Form, insofern es sich dabei wirklich um einen Dimorphismus der Arbeiter-

denen Nestern derselben Art bei dem Paarungsfluge sich zusammenfinden (Vorteile der Kreuzung).

1) Ueber die verschiedene Entwicklung der Flügelanlage bei ♀ und ♂ der Ameisen vergl. Dewitz (Zeitschr. f. wiss. Zool., XXX, S. 78 ff.).

kaste handelt, kann ich hier nicht näher eingehen, da für dieselbe wiederum ganz andere Gesichtspunkte herbeigezogen werden müssten, und Emery gerade diese Frage in einer früheren Arbeit in dieser Zeitschrift bereits behandelt hat¹⁾. Vielleicht sind die von mir bei Nr. 3 erwähnten anormal großen Arbeiter aber überhaupt nichts als besonders kräftig entwickelte Individuen der normalen Arbeiterform, welche bei den fraglichen Arten überhaupt die einzige Arbeiterform ist.

Zu Nr. 4. — Wir kommen nun zu den pseudogynen Arbeiterinnen. Ich halte die Frage nicht für so einfach, dass auf sie von vornherein nur eine Antwort zulässig wäre. Bei der Erklärung dieser Form muss besonders auf folgende zwei Punkte Rücksicht genommen werden: 1. Auf ihren pathologischen Charakter, der sowohl in ihrer Gestalt wie in ihrem Benehmen zu Tage tritt. 2. Auf die große Zahl, in der sie manchmal in den Kolonien bestimmter *Formica*-Arten sich findet. Nach meiner Ansicht handelt es sich bei den Pseudogynen um eine Hemmungsbildung der ursprünglich weiblichen Entwicklungsrichtung, also um das gerade Gegenteil der ergatoiden Weibchen, bei denen es um eine Exzessbildung der ursprünglich ergatoiden Entwicklungsrichtung sich zu handeln scheint. Bevor ich darauf eingehe, will ich die verschiedenen Erklärungen, die man für die Pseudogynen versuchen könnte, übersichtlich zusammenstellen. Man könnte sie erklären:

I. Unmittelbar blastogen, und zwar entweder

1. Pathologisch, und zwar entweder

- a. Positiv pathologisch, als aus einer fehlerhaften Mischung der Keimesanlagen entspringende positive Missbildungen (Krüppel), ähnlich wie die Zwitter und die Monstruositäten bei Ameisen.
- b. Privativ pathologisch, als aus einer äußerst schwächlichen Keimesanlage hervorgehend, bei welcher die normale Doppelanlage zur Differenzierung der Weibchen- und Arbeitercharaktere verwischt ist, also als Schwächlinge. Diese mangelhafte Ausbildung der Doppelanlage könnte wieder zurückgeführt werden entweder
 - a) Auf eine Erschöpfung der individuellen Fruchtbarkeit der betreffenden Weibchen in Hervorbringung weiblicher Nachkommen.
 - β) Auf eine pathologische Degeneration des Fortpflanzungsvermögens der Weibchen, die gerade bei jenen *Formica*-Arten besonders häufig aufträte.

1) Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Bd. XIV, 1894, Nr. 1 u. 2.

2. Atavistisch. Als Rückschlag der normalen Doppelanlage des weiblichen Keimes in eine Mischanlage, die eine ehemalige phylogenetische Durchgangsstufe zu der heutigen Differenzierung darstellt.

II. Unmittelbar somatogen (nur mittelbar blastogen), also post-embryonalen Ursprungs, und zwar wiederum entweder

1. Pathologisch, und zwar entweder

- a. Einfach als Hungerformen oder verwandte mangelhafte Bildungen, die aus Arbeiterinnenlarven hervorgingen, bei denen die Arbeitercharaktere wegen ungünstiger äußerer Einflüsse nicht zur normalen Entwicklung gelangten.
- b. Als Hemmungsbildungen der weiblichen Form, hervorgegangen aus ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven, die jedoch von einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung an, der bereits hinter der Differenzierung der Flügelanlage lag, zu Arbeiterinnen erzogen und deshalb zu krüppelhaften Mittelwesen wurden.

2. Atavistisch, als Rückschlag des normalen Entwicklungsganges der Arbeiterinnenlarven in irgend eine ehemalige phylogenetische Durchgangsstufe, veranlasst durch äußere Einflüsse (vielleicht durch ungünstige Ernährungs- oder Witterungsverhältnisse) während des Larvenstandes.

Adlerz (Myrmek. studier, II, p. 76) ist geneigt, die Pseudogynen atavistisch zu erklären; mir kommt jedoch diese Erklärung, mag man nun die unter I. 2. oder II. 2. gegebene berücksichtigen, nicht wahrscheinlich vor. Ich habe dies schon früher (Stett. Ent. Zeitg., 1890, S. 307) damit begründet, dass diese Form in Gestalt wie Benehmen einen verkümmerten, krüppelhaften Eindruck macht und deshalb für die Existenzfähigkeit der Ahnen ein zu schlechtes Zeugnis ablegen würde. Die beträchtliche Zahl, in der sie in manchen Kolonien auftritt, lässt sich auch auf anderem Wege erklären.

Die pathologische Erklärung dürfte demnach vorzuziehen sein; aber es fragt sich, welche. Prüfen wir zuerst die unter I. 1. aufgezählten Möglichkeiten, die auf den von Weismann¹⁾ und Forel²⁾ sowie auch früher von mir³⁾ angenommenen blastogenen Ursprung der Pseudogynen sich beziehen. Dass diese Mischform aus einer positiv pathologischen Keimesanlage hervorgehe, kann man (auch abgesehen von ihrer gesetzmäßigen lateralen Symmetrie) schon wegen

1) Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize, S. 77 ff.

2) Biolog. Centralbl., 1895, 3. Heft, S. 90 u. 91 und „Ueber Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen“. (Verh. 66. Naturforschervers. Abt. f. Entomol., S. 142 ff.)

3) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, (1891), S. 224.

inrer Häufigkeit kaum annehmen. Es wäre zu sonderbar, dass gerade bei bestimmten *Formica*-Arten eine derartige Krankheit der Keimesanlage so oft sich wiederholte, und zwar nicht bloß in einer Gegend, sondern in Holland, der Schweiz, Vorarlberg, Rheinland und Böhmen und sicher auch anderwärts. Die privativ pathologische Keimesanlage hat mehr für sich. Gegen eine pathologische Degeneration des Fortpflanzungsvermögens der Weibchen (I. 1. b. β .) sprechen dieselben Gründe wie gegen den vorhergehenden Erklärungsversuch; er unterscheidet sich von ihm bloß dadurch, dass er eine krankhafte Schwächung der weiblichen Keimesanlage bei jenen Arten annimmt statt einer krankhaften Mischung. Eine Schwächung der individuellen Fruchtbarkeit der betreffenden *Formica*-Weibchen, durch welche das Differenzierungsvermögen der normalen Doppelanlage der befruchteten Eier vermindert wird, bietet wohl mehr Wahrscheinlichkeit. Aber worin soll dieselbe bestehen? Sind die Spermatozoen in dem Receptaculum seminis erschöpft, so können überhaupt nur noch Männchen aus den Eiern hervorgehen; sind sie nicht erschöpft, so ist kein Grund für eine mangelhafte Differenzierung der Keimesanlage in den weiblichen Eiern vorhanden; dass das Befruchtungsvermögen der Spermatozoen mit dem Alter abnehme und Mischformen zwischen den beiden weiblichen Entwicklungsrichtungen veranlasse, scheint mir eine zu gewagte Hypothese.

Gehen wir nun zu den pathologischen postembryonalen Erklärungsversuchen über. Dass aus Arbeiterinnenlarven durch kümmerliche Ernährung oder andere störende Einflüsse weibchen-ähnliche Formen veranlasst werden können, will mir nicht einleuchten; denn bei der Voraussetzung, dass Weibchen und Arbeiterin aus gleichen Eiern hervorgehen, ist die Entwicklung der ergatoiden Charaktere in Bezug auf die erforderlichen Entwicklungsreize als ein minus, diejenige der gynaikoiden Charaktere als ein plus aufzufassen¹⁾; bei kümmerlicher Ernährung müssten also aus den Arbeiterinnenlarven kümmerlich kleine Arbeiterinnen, aber nicht weibchen-ähnliche Arbeiterinnen werden. Dies stimmt auch mit der von Blochmann konstatierten Thatsache, dass die erste Generation von Arbeiterinnen, die von einem befruchteten isolierten Weibchen herangezogen wird, das den Winter hindurch von seinem eigenen Fette leben und aus demselben Vorrat auch die ersten befruchteten Eier großziehen muss, stets aus kleinen, aber sonst ganz normalen Arbeiterindividuen besteht. Von den oben angegebenen Erklärungsversuchen bleibt somit nur noch einer (II. 1. b.) übrig, der mir auch mit dem ganzen Charakter der Pseudogynen am besten zu

1) Hiemit will ich keineswegs sagen, dass die Unterschiede zwischen Arbeiterin und Weibchen selbst bloß als minus und plus sich unterscheiden; im Gegenteil, ich halte diese Ansicht für irrtümlich, wie ich weiter unten zeigen werde.

stimmen scheint: es sind wahrscheinlich postembryonale Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Form, hervorgegangen aus anfangs zu Weibchen bestimmten Larven, die bereits das Stadium der Flügelanlage überschritten hatten, dann aber zu Arbeiterinnen umgezüchtet wurden; in Folge der veränderten Ernährung in der letzten Periode ihres Wachstums werden die zuletzt sich entwickelnden d. h. die Fortpflanzungsorgane ergatoid, ebenso die Form und Sculptur des Hinterleibes, während der Vorderkörper, insbesondere die Brustbildung und die relative Kleinheit des Kopfes einem verkümmerten Weibchen entspricht; mit der Form des Kopfes stimmt auch der mehr gynaikoide Charakter ihres Instinktes, der durchaus von demjenigen der Arbeiterinnen abweicht. Die verschiedene Beimischung ergatoider Charaktere in der Brustbildung dürfte wohl hauptsächlich aus dem verschiedenen Alter, in dem die Larven umgezüchtet wurden, erklärlich sein: Pseudogynen mit mehr ergatoidem Rücken dürften aus relativ jüngeren Weibchenlarven, solche mit mehr gynaikoiden aus relativ älteren hervorgehen. Daraus begreift man auch, weshalb zwischen Pseudogynen und Arbeiterinnen Uebergänge vorkommen, aber nicht zwischen Pseudogynen und Weibchen; denn Weibchenlarven von beträchtlicher Größe und weit fortgeschrittener Entwicklung werden von den Ameisen wohl schwerlich zur Nachzucht von Arbeiterinnen verwandt werden. (Vergl. Nachtrag!)

Die ganze somatische und psychische Eigenart der Pseudogynen — die Verbindung eines verkümmert gynaikoiden Vorderkörpers mit einem ergatoiden Hinterleib sowie eines verkümmert gynaikoiden Hirns mit der ergatoiden Entwicklung der Ovarien — scheint mir so sehr mit der eben gegebenen Erklärung als postembryonale Hemmungsbildung der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung zu stimmen, dass ich diesen Teil meiner Erklärung als sehr wahrscheinlich aufstellen möchte. Wenn wir jedoch nach der nächsten Ursache dieser Hemmungsbildung fragen, so begeben wir uns bereits auf ein mehr hypothetisches Gebiet. Allerdings glaube ich fast eben so sicher, dass die Entstehung derselben nicht einfach auf kümmerlichere Ernährung von weiblichen Larven in Folge zufälligen Nahrungsmangels zurückzuführen ist; denn sonst müssten wir regelmäßig allmähliche Uebergänge zwischen Pseudogynen und echten, wenngleich etwas kleineren Weibchen finden, die in Wirklichkeit fehlen. Es muss sich also um einen positiven Umzuchtungsversuch von ursprünglich für den Weibchenstand bestimmten Larven zu Arbeiterinnen handeln. Aber wodurch soll eine derartige Störung in dem normalen Brutpflegeinstinkt der Ameisen veranlasst werden? Man könnte vielleicht an ungünstige Witterungsverhältnisse denken, welche die Ernährung der Weibchenlarven, die eines reichlicheren Futters bedürfen, gerade in der entscheidenden Periode ihres eigentlichen Wachstums erschweren; dadurch könnten die Ameisen ver-

tenet werden, aus ihnen noch nachträglichen Arbeiterinnen erzogen zu wollen, was weniger Nahrungsaufwand erfordert und zugleich die künftigen Arbeitskräfte für die Versorgung der Kolonie vermehrt. In einer solchen, durch ungünstige Verhältnisse veranlassten Abänderung des Brutpflegeinstinktes erblicke ich keine prinzipielle Schwierigkeit. Ich hielt auch diese Erklärung für die beste, bis mir die *Lomechusa*-Theorie einfiel, die ich trotz ihrer anscheinenden Kühnheit hier zur Erwägung vorlege.

Dass zwischen dem Auftreten der pseudogynen *sanguinea* und der Anwesenheit der *Lomechusa* (resp. ihrer Larven) in den betreffenden Kolonien ein geheimer Zusammenhang bestehe, wird durch die oben erwähnten Beobachtungen sehr nahe gelegt. Aber worin soll dieser Zusammenhang bestehen? Ich denke ihn mir folgendermaßen:

Die normale Paarungszeit von *Lomechusa strumosa* ist nach meinen Beobachtungen Mitte Mai bis Mitte Juni; gewöhnlich findet man erst nach dieser Zeit *Lomechusa*-Larven in den *sanguinea*-Nestern. (In dem ungewöhnlich warmen Frühling 1894 begann die Paarungszeit schon im April, weshalb ich in diesem Jahre schon im Mai erwachsene *Lomechusa*-Larven fand.) Um dieselbe Zeit, wo die *Lomechusa* Eier zu legen anfangen, beginnt in normalen Jahren die massenhafte Produktion der zu Arbeiterinnen bestimmten befruchteten Eier von *sanguinea*. Unter diesen sowie unter den jungen Larven der Arbeiterinnengeneration räumen nach meinen Beobachtungen die jungen *Lomechusa*-Larven in erschreckender Weise auf; ich habe beobachtet, dass ihre Nahrung oft fast ausschließlich in jenen Eiern und Larven besteht, und dass eine *Lomechusa*-Larve in wenigen Tagen eine große Anzahl derselben verzehren kann. Größere dieser Larven sah ich sogar noch eine Reihe bereits ca. 4—5 mm großer Ameisenlarven eine nach der anderen angreifen und zerkauen, obwohl in diesem Stadium die *Lomechusa*-Larven bereits vorwiegend durch Fütterung aus dem Munde der Ameisen ernährt werden. Da die Zahl der *Lomechusa*-Larven in einem Neste oft mehrere Dutzende erreicht, können sie innerhalb weniger Wochen einen großen Teil der ersten diesjährigen Arbeitergeneration vernichten, da sie ungeheuer gefräßig sind und durchschnittlich täglich fast um einen Millimeter an Länge wachsen; in 12 bis 13 Tagen (bei ziemlich niederen Temperaturverhältnissen in meinen Beobachtungsnestern) hatten sie ihre definitive Größe (11 mm) vom Ei bis zur erwachsenen Larve erreicht. — Dadurch entsteht ein sehr fühlbarer und plötzlicher Ausfall in der Entwicklung der Arbeitergeneration, und diesen Ausfall suchen die Ameisen dadurch zu ersetzen, dass sie alle noch disponiblen ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven der unmittelbar vorhergehenden Generation (welche regelmäßig zu den Geschlechtsindividuen erzogen zu werden pflegt), zu Arbeiterinnen umzüchten.

Ein zweites Moment, das jedoch nur sekundär ist im Vergleich zu dem obenerwähnten, unterstützt noch die Neigung der Ameisen zur Umzüchtung der weiblichen Larven zu Arbeiterinnen, nämlich das außerordentlich rasche Wachstum der *Lomechusa*-Larven. Durch die Wahrnehmung desselben wird die Hauptpflege, die sonst den Weibchenlarven zugewandt ist, auf die *Lomechusa*-Larven übertragen, die den Ameisen den Eindruck der allervorzüglichsten Pfleglinge machen, weshalb sie von der Erziehung jener abgelenkt werden. (Es ist das Seitenstück zur Pflege des jungen Kuckucks im Grasmücken-neste!) Thatsächlich sind sie auch bei Störung des Nestes gewöhnlich an erster Stelle auf Rettung der *Lomechusa*-Larven bedacht. Ueberhaupt bewirkt nach meinen zum Teil schon früher¹⁾ mitgeteilten Beobachtungen schon die Anwesenheit der *Lomechusa* selbst oftmals eine Vernachlässigung der eigenen Brut, besonders der großen Weibchenlarven, wenn ich *Lomechusa* in fremde *sanguinea*-Nester setzte. Die eben mitgeteilten Beobachtungen habe ich bereits zu einer Zeit gemacht, wo ich von dem Zusammenhang der *Lomechusa* mit den Pseudogynen noch keine Ahnung hatte, also ganz unbeeinflusst durch irgend eine Theorie.

Analog wie die Pseudogynen von *sanguinea* erkläre ich auch jene von *rufa* und *pratensis* (vergl. oben). Bei *rufa* vertritt *Atemeles pubicollis* den Platz von *Lomechusa strumosa*. Die Zeit seines Ueberganges von den *Myrmica*-Arten zu *F. rufa* scheint nach meinen bisherigen, allerdings erst spärlichen Beobachtungen Anfang bis Mitte Mai zu sein oder etwas später [in dem sehr warmen Frühling 1894 schon Ende April]²⁾.

Die Hauptschwierigkeit gegen diese Erklärung der Pseudogynen dürfte daraus sich erheben lassen, dass dieselben bei *F. fusca* und *rufibarbis*, wenigstens nach den bisherigen Beobachtungen, fehlen, obwohl *F. fusca* den *Atemeles emarginatus*, *F. rufibarbis* den *Atemeles paradoxus* regelmäßig erzieht und die Zahl der *paradoxus*-Larven bei *rufibarbis* in einem und demselben Neste oft noch größer ist als jene der *Lomechusa*-Larven bei *sanguinea*. Zur Lösung dieser Schwierigkeit dürften folgende zwei Punkte zu berücksichtigen sein. Erstens fällt die normale Paarungszeit von *Atemeles paradoxus* und *emarginatus* durchschnittlich schon einen Monat früher als jene von *Lomechusa*. Die Larven von *paradoxus* fand ich ferner fast regelmäßig zwei bis drei Wochen früher als jene von *Lomechusa* (mit Ausnahme von 1894, wegen des heißen April). Um diese Zeit ist aber in den Nestern von *F. fusca* und *rufibarbis* noch nicht die junge Arbeitergeneration, sondern erst die junge Geschlechtsgeneration im Beginn ihrer

1) Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa* (1888) S. 64 (308).

2) Vergl. Deutsche Entom. Zeitschr., 1894, II. Heft, S. 281 ff.

Entwicklung; letztere wird daher von den Larven dieser beiden *Atemeles* aufgefressen, nicht erstere¹⁾. Zweitens haben *F. fusca* und *rufibarbis* keine so hochgradige Neigung zur Vermehrung der Arbeiterzahl ihrer Kolonie wie *F. rufa*, *pratensis* und *sanguinea*. Bei *F. rufa* und *pratensis* wird diese Neigung durch die ungemein volkreichen Kolonien, bei *sanguinea* besonders noch durch den Raub von Arbeiterinnenpuppen fremder Arten bekundet. Daher ist zu bezweifeln, ob *F. fusca* und *rufibarbis* überhaupt zur Nachzucht neuer Arbeiterinnen aus Weibchenlarven durch den Ausfall der ersten jungen Arbeitergeneration veranlasst würden.

Ob meine „parasitische Hypothese“ richtig ist, werden weitere Beobachtungen wohl erweisen. Ich halte sie einstweilen für die beste Erklärung der Pseudogynen. Doch identifiziere ich sie deshalb keineswegs einfachhin mit der Erklärung der Pseudogynen als Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Form, veranlasst durch Umattichtung von Weibchenlarven zu Arbeiterinnen. Die Wahrscheinlichkeit der letzteren Hypothese ist in sich unabhängig von der Bestätigung der ersteren, obwohl beide vorzüglich mit einander harmonieren. Weitere Beobachtungen werden auch feststellen, ob die Hemmungshypothese oder die Hypothese von den unmittelbar blastogenen Ursprung der Pseudogynen richtig ist. Ist die letztere richtig, so gehen die Pseudogynen aus der besonderen (pathologischen) Keimesbeschaffenheit bestimmter *Formica*-Weibchen hervor. Diese Ursache scheint mir aber eine konstant wirkende zu sein. Daher müsste, in der Voraussetzung, dass nur ein befruchtetes Weibchen in betreffender Kolonie sich befindet, die Zahl der Pseudogynen konstant zunehmen und keine normale Arbeiterinnen in derselben mehr hervorgebracht werden. Das Ende würde sein, dass die Kolonie schließlich fast nur noch aus Pseudogynen bestände, weil die alten normalen Arbeiterinnen allmählich sterben und nur noch pseudogyne nachkommen. Das stimmt aber durchaus nicht zu den Thatsachen, soweit sie bisher schon bekannt sind. Unter den zahlreichen betreffenden Kolonien von *sanguinea* und *rufa*, welche ich kenne, ist keine, in denen die Pseudogynen über ein Fünftel (20%) der Arbeiterbevölkerung betragen, meist nur etwa ein Zwanzigstel (5%) oder sogar weniger. Ferner kann ich mich erinnern, wenigstens einmal bei *sanguinea* mit den frisch entwickelten Pseudogynen auch einige frisch entwickelte normale Arbeiterinnen zu derselben Zeit gefunden zu haben, die vermutlich aus demselben Gelege hervorgegangen sind. Nach meiner Hypothese sind diese aus

1) Ueber die Entwicklung der Larven von *Atemeles* und *Lomechusa* vergl. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*, Nachtrag S. 74 (318) ff.; Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste (1891), Nachtrag I (S. 93 ff.) u. II (S. 262 ff.); Deutsche Ent. Zeitschrift, 1894, S. 281—283.

von Anfang an zu Arbeiterinnen bestimmten oder aus sehr früh umgezüchteten weiblichen Larven hervorgegangen. Ueber jene *rufa* vom Uetliberg, bei denen Forel pseudogyne und normale Arbeiterinnen zugleich frisch entwickelt antraf, vergl. oben. Auch das oben erwähnte *rufa-pratensis*-Nest vom Saminathal, in welchem auf Pseudogyne eine reine normale Arbeiterinnengeneration folgte, scheint mir mit dem unmittelbar blastogenen Ursprung der Pseudogynen nicht zu stimmen. Dagegen ist nach der parasitischen Theorie ein solcher Fall nicht bloß leicht zu erklären, sondern fast a priori zu erwarten; denn die erste junge Arbeiterinnengeneration eines Jahres hat unter dem vernichtenden Einfluss der Gastlarven am meisten zu leiden, die folgenden immer weniger oder gar nicht. Denn die Fortpflanzungszeit der einzelnen *Lomechusa* und *Atemeles* ist relativ kurz, und andererseits scheinen mehrere Generationen dieser Gäste in einem Jahre nach meinen Beobachtungen wenigstens eine Seltenheit zu sein, wenn sie überhaupt vorkommen; denn meist sind die aus der Frühlingsgeneration hervorgehenden *Lomechusa* identisch mit den im Herbst und Winter in den *sanguinea*-Nestern befindlichen Individuen. Auch ist es eine große Seltenheit, dass man, wie in jenem Nest im Saminathal, noch Anfang August in *Formica*-Nestern *Atemeles*-Larven findet. Damals entdeckte ich am 2. August noch zwei verspätete, zur Verpuppung reife Larven von *Atemeles pubicollis*, bereits in einem Winkel des Nestes zur Verwandlung isoliert. Da P. Klene S. J. in demselben Neste am 14. Mai den Käfer fand, müssen die meisten Larven Ende Mai und im Juni vorhanden gewesen sein; daher konnten sie auf die letzte, um Mitte August ausgeschlüpfte Arbeiterinnengeneration keinen merklichen Einfluss mehr gehabt haben; deswegen bestand diese aus normalen Arbeiterinnen.

Nach meiner Hemmungs-*Lomechusa*-Hypothese geht also die Hervorbringung normaler Arbeiterinnen in derselben Kolonie immer noch fort, ja muss durchschnittlich sogar bedeutend überwiegen: daher der mäßige Prozentsatz von Pseudogynen. Man könnte eher die entgegengesetzte Schwierigkeit erheben und sagen: Nach dieser Hypothese sind die Pseudogynen aus umgezüchteten Weibchenlarven hervorgegangen; daraus folgt aber erstens: man darf neben frischentwickelten Pseudogynen nicht frischentwickelte normale Weibchen in derselben Kolonie, oder höchstens nur sehr wenige, finden, da in der betreffenden Generation die Weibchenlarven so weit als immerhin möglich zu Arbeiterinnen umgezüchtet wurden; zweitens: die Zahl der Pseudogynen in einer Kolonie darf nicht die Zahl der normalen Weibchen übertreffen, welche sie vertreten. Ich zögere nicht, beide Folgerungen als berechtigt anzuerkennen. Die erste derselben ist, wenigstens nach meinen bisherigen Beobachtungen thatsächlich erfüllt, da ich mich nicht erinnern kann, jemals frischentwickelte

Weibchen mit frischentwickelten Pseudogynen zusammengetroffen zu haben. Die zweite Folgerung scheint auf den ersten Blick nicht zuzutreffen. Wie soll sich dieselbe mit einer Zahl von 20 Prozent in einem Neste vereinbaren lassen? Dagegen ist jedoch Folgendes zu berücksichtigen. Die gewöhnliche Prozentzahl der Pseudogynen überschreitet nicht die Prozentzahl der geflügelten Weibchen, die in einer Kolonie von *Formica sanguinea* oder *rufa* vorkommen können, und überschreitet wenigstens nicht das Maximum derselben, das in manchen *sanguinea*-Kolonien nach meinen Beobachtungen 5% erreichen kann. Nun verlassen aber die Pseudogynen nicht das Nest, sondern bleiben in demselben, während die normalen Weibchen es zum Paarungsfluge verlassen: es braucht sich also nur die Umzüchtung der weiblichen Larven zu Pseudogynen mehrere Generationen und mehrere Jahre hindurch zu wiederholen, und der Prozentsatz der Pseudogynen kann bis auf 20% steigen. Hierzu ist zu bemerken, dass es hauptsächlich immer dieselben Kolonien sind, in denen man *Lomechusa* oder *Atemeles* findet, obwohl nur erstere einwirtig sind, d. h. auch als Käfer bei derselben Ameisenart leben, bei der sie ihre Entwicklung durchmachen, während letztere doppelwirtig sind, d. h. als Käfer und als Larven Wirte von zwei ganz verschiedenen Ameisengattungen (*Myrmica* und *Formica*) haben.

Nach alledem glaube ich, dass diese Hemmungs-*Lomechusa*-Hypothese, wie man dieselbe brachyologisch nennen kann, kein „abenteuerlicher Erklärungsversuch“ ist, trotz ihrer anfangs etwas befremdenden Kühnheit.

Zu Nr. 5. — Die Mikrogynen dürften wohl nicht sämtlich auf ein und dieselbe Weise zu erklären sein. Für die kleinen Weibchen von *F. fusca*, die mit der normalen makrogynen Form durch eine Reihe von Uebergängen verbunden sind, liegt es nahe, sie auf kümmerliche Ernährung weiblicher Larven oder auf Umzüchtung von anfangs zu Arbeiterinnen bestimmten Larven zurückzuführen. Wie schon oben (bei den ergatoiden Weibchen) bemerkt wurde, ist für letztere Annahme höchstens erforderlich, dass die entscheidende Differenzierung von Weibchen und Arbeiterin, d. h. die Entwicklung der Flügelanlage, auf einen relativ späteren Zeitpunkt fällt als z. B. bei den Larven von *Polyergus*; dadurch würde es bei *F. fusca* möglich, dass anfängliche Arbeiterinnenlarven noch zu geflügelten, wenngleich kleineren Weibchen erzogen werden können, während gleichalterige Larven bei anderen Arten vielleicht ergatoide Weibchen ergeben würden. Wir brauchen also auch hier nicht eigens veranlagte Eier von spezieller Mischung der „Iden“, die von derjenigen anderer befruchteter Eier abweiche, anzunehmen, sondern die spezifische Eigenart der Doppelanlage des befruchteten Eies von *F. fusca* genügt. Ohne diese Doppelanlage als Hauptursache wird allerdings auch diese Zwischenform un-

erklärlich sein trotz aller auf das Soma der Larven ausgeübten Entwicklungsreize; durch letztere wird jedoch bestimmt, welche der verschiedenen Entwicklungsrichtungen, die nach der Anlage des Keimplasmas möglich sind, tatsächlich eintritt.

Einen anderen Eindruck als die Mikrogynen von *Formica fusca* machen jene von *Myrmica laevinodis*, indem hier ein bedeutender, durch keine Uebergänge vermittelter Größenunterschied die kleine Weibchenform von der großen trennt. Entwicklungstheoretisch könnte man sich die Frage vorlegen: ist diese Species im Begriffe kleine Weibchen zu bekommen, oder ist sie im Begriffe dieselben zu verlieren? In letzterem Falle wären die Mikrogynen atavistisch zu erklären, in ersterem Fall als aus neuen Variationen des Keimplasmas von *Myrmica laevinodis* entstanden. Wollte man vom Standpunkt der Selektionstheorie aus diese Frage erörtern, so käme man kaum an ein Ende, da sich pro et contra viele Gründe bringen ließen, aber am Ende wüsste man doch kaum mehr als am Anfang; deshalb gehe ich darauf gar nicht ein und bleibe bei der Ontogenese. Also welchen ontogenetischen Ursachen sind die Mikrogynen von *M. laevinodis* wohl zuzuschreiben? Sind sie unmittelbar blastogen zu erklären oder bloß mittelbar wie die übrigen bisher behandelten Ergatogynen, und welche äußere Einflüsse veranlassen in letzterem Falle ihre Entstehung? Genügt die gewöhnliche Doppelanlage des Keimplasmas, oder müssen wir für die Eier, aus denen sie hervorgehen, eine geringere Zahl oder eine andere Mischung der Iden annehmen? Ich glaube, dass auch hier die gewöhnliche spezifische Keimesanlage von *Myrmica laevinodis* ausreicht. Die kleinen Weibchen scheinen mir aus kümmerlich ernährten weiblichen Larven hervorgegangen zu sein, vielleicht auch aus solchen, die von einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung an Arbeiterinnennahrung erhielten; letzteres wird durch die konstante Größendifferenz, die zwischen Mikrogynen und Makrogynen dieser Ameise besteht, nahe gelegt; wahrscheinlich liegt dieser Zeitpunkt gegen das Ende des Larvenlebens hier, da die Flügelanlage vollkommen zur Entwicklung kommt und nur die geringe Körpergröße und die Kleinheit des Hinterleibes mit den schwächer entwickelten Ovarien an die Arbeiterinnen erinnert. Damit bleibt jedoch auch diese Zwischenform noch mittelbar blastogen, da dieselben äußeren Entwicklungsreize bei Arten der Gattung *Formica* wahrscheinlich zu anderen Zwischenformen, vielleicht sogar zu pseudogynen Krüppeln Anlass geben würden.

Zu Nr. 5 und 6. — Was für *Myrmica laevinodis* gesagt wurde, gilt größtenteils auch für die Mikrogynen von *Leptothorax acervorum*, nur mit folgendem Unterschiede. Je ähnlicher sich die normalen Weibchen und Arbeiterinnen einer Art in der Größe sind, desto geringer wird auch die Differenzierung der Doppelanlage in dem befruchteten

Ei sein, desto leichter werden also auch durch äußere Entwicklungsreize Mischungen beider Entwicklungsrichtungen veranlasst werden. Als äußerer Entwicklungsreiz dürfte auch hier die Ernährung dienen, zumal die größeren Arbeiterinnen bei *Leptothorax acervorum* und bei *Formicozenus nitidulus* ohnehin bereits der dunklen weiblichen Färbung sich nähern, auch wenn ihre Brustbildung völlig ergatoid ist; es bleibt also nur noch die Flügelanlage übrig. Daher glaube ich, dass weibliche Larven, die nach dem Zeitpunkt, wo diese sich entscheidet, spärlichere Nahrung erhalten, zu den kleineren und helleren, aber völlig geflügelten Weibchen werden, während anfangs ergatoid erzeugene Larven, die später reichlicher gefüttert werden, zu den unter Nr. 6 beschriebenen Mischformen Veranlassung geben, die übrigens weder häufig noch scharf ausgeprägt sind.

Dies sind einige Gedanken zur kausalen Erklärung der Ergatogynen. Ich hatte anfangs vor, nur eine Zusammenstellung des betreffenden tatsächlichen Materials zu geben; da sich jene Reflexionen aber dabei von selber einstellten¹⁾, habe ich sie beigefügt, jedenfalls ohne Voreingenommenheit für irgend eine Theorie. Ich bin keineswegs ein Anhänger der Spencer'schen Fütterungstheorie, insofern dieselbe die Erwerbung neuer Eigenschaften den äußeren Einflüssen zuschreibt, sondern teile eher Weismann's Ansicht, dass diese Einflüsse nur als „Entwicklungsreize“ zu betrachten sind und dass die eigentliche Ursache für jede Modifikation der organischen wie der psychischen Entwicklung im Innern des Organismus selbst, für die organische Entwicklung speziell in der Keimesanlage zu suchen ist. Gerade insofern die Weismann'sche Theorie eine Präformationstheorie ist, welche die inneren Ursachen der Entwicklung betont, scheint sie mir in philosophischer Beziehung einen großen Vorzug vor den ihr entgegenstehenden zu haben. Besonders die Differenzierung der Stände bei den staatenbildenden Insekten und die entsprechende Differenzierung der Instinkte ist nur auf Grund innerer Entwicklungsgesetze möglich, nicht aber durch die Vererbung erworbener Eigenschaften, wie ich dies auch schon in meinem Werke „Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen“ wiederholt (besonders S. 221 und 236 ff.) betont habe. Was ferner eine Instinkttheorie anbelangt, die, wie jene von Eimer, auf die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften sich gründet und die Instinkte als „gewohnheitsgemäß gewordene, ver-

1) Die erste Anregung zur Auffassung der ergatoiden Weibchen als Excessbildungen der typisch ergatoiden Entwicklungsrichtung, der pseudogynen Arbeiterinnen als Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung gab mir merkwürdigerweise das Studium einer anthropologischen Arbeit, nämlich des vortrefflichen Werkes von J. Ranke „Der Mensch“.

ständige oder selbst vernünftige Thätigkeiten“ erklärt, so finde ich es kaum begreiflich, wie man sie im Ernst aufstellen konnte¹⁾.

In einem Punkte kann ich jedoch Weismann nicht beistimmen, nämlich darin, dass die Richtung der Variationen des Keimplasmas lediglich durch die natürliche Zuchtwahl normiert werde. Dieser Faktor erweist sich nur zu oft als ohnmächtig statt als allmächtig, wie auch Weismann selbst in seiner interessanten Schrift „Die Allmacht der Naturzüchtung“ (S. 27, 34 etc.) angedeutet hat. Ich könnte manche Beispiele auführen, an denen die natürliche Zuchtwahl bis zu einem gewissen Grade als gutes Erklärungsprinzip sich erweist, z. B. für die Differenzierung der Arten innerhalb der Gattung *Dinarda*²⁾. Zahlreicher jedoch sind die Beispiele, in denen das Selektionsprinzip einem Pferde gleicht, das man ebenso bequem am Schwanze wie am Kopfe aufzäumen kann; d. h. aus ein und demselben Prinzip kann man ungefähr gleich viele Argumente für diametral entgegengesetzte Erklärungen einer und derselben Thatsache schöpfen. Bezüglich der ergatoiden Männchen von *Formicoxenus* und der ergatoiden Weibchen anderer Ameisen habe ich dies bereits früher eingehend gezeigt³⁾. Ferner habe ich nachgewiesen⁴⁾, dass der Instinkt bestimmter Ameisenarten, Sklaven zu halten, durch die natürliche Zuchtwahl nicht entstanden sein kann; derselbe muss vielmehr einer aus innern Ursachen hervorgegangenen Variation der Keimesanlage entsprungen sein und bis zu jenem Stadium sich weiterentwickelt haben, in welchen die natürliche Zuchtwahl ihn als eine merklich nützliche Eigenschaft dadurch zum Gegenstand ihrer Auslese machen konnte, dass sie diejenigen befruchteten Weibchen, in deren Keimplasma die Anlage zur Entwicklung dieses Instinktes bei den Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie lag, vor den übrigen bevorzugte, die diese Anlage nicht besaßen und daher minder existenzfähige Kolonien gründeten. An diesem wie an vielen anderen Beispielen lässt sich klar nachweisen, dass die Thätigkeit der Naturzüchtung gegenstandslos wird, wenn man nicht bereits bestimmt gerichtete Variationen der Keimesanlage voraussetzt; diese abermals durch Naturzüchtung zu erklären, scheint mir eine petitio principii. Auch durch *Amphimixis* lässt sich die Entstehung eines neuen Instinktes, wie diejenigen des Sklavenhaltens, nicht erklären, falls man nicht bereits voraussetzen will, was zu beweisen war, nämlich dass bereits eines der beiden Eltern die Keimesanlage zur Entwicklung jenes Instinktes besessen habe.

1) Vergl. Die Psychologie in Eimer's „Entstehung der Arten“ (Natur u. Offenbarung, 35. Bd., S. 284 ff.).

2) Vergl. Deutsch. Entom. Zeitschr., 1894, Heft II, S. 279.

3) Die zusammengesetzten Nester, S. 226 ff.

4) Die zusammengesetzten Nester, S. 233 ff.

Es scheint mir ferner, dass durch die Anerkennung äußerer Einflüsse als „Entwicklungsreize“ bereits die Allmacht der natürlichen Zuchtwahl aufgegeben wird; denn jene Reize veranlassen Modifikationen der tatsächlichen Entwicklungsrichtung, die vorher nur in potentia da waren, und die ewig in potentia geblieben wären, wenn jene Reize nicht stattgefunden hätten; ob man diese Reize nun als wirkliche Ursachen (als *causae secundariae*) oder als bloße Bedingungen der tatsächlichen Variation auffasst, ist für den Philosophen zwar von Wichtigkeit, für die tatsächliche Entwicklung aber ohne Unterschied. Dadurch, dass man annimmt, das lebende Plasma vermöge nach bestimmten innern Entwicklungsgesetzen auf äußere Reize zweckmäßig zu reagieren, verfällt man weder in die *harmonia praestabilita* von Leibnitz noch in den Occasionalismus des Malebranche, die allerdings heutzutage nicht selten mit der teleologischen Naturauffassung fälschlicher Weise identifiziert werden. Mechanik und Teleologie sind keine sich widersprechende, sondern vielmehr sich gegenseitig ergänzende Elemente der Naturerklärung.

In der Annahme, dass in dem Ei der Ameisen außer der primären Doppelanlage zu Männchen und Weibchen, deren letztere durch die Befruchtung des Eies ausgelöst wird, noch eine sekundäre Doppelanlage (resp. Tripelanlage bei den Arten mit Soldatenkaste) sich finde, stimme ich mit Weismann überein; ohne diese Voraussetzung werden alle Fütterungshypothesen und Züchtungsinsteinte gegenstandslos; denn die „kaleidoskopische Umbildung“ des Gehirns und der Instinkte, durch welche die Arbeiterinnen von dem Weibchen sich unterscheiden, kann in dem spärlicheren Futter ihre Ursache nicht haben¹⁾. Aus derselben sekundären Doppelanlage, mit Herbeiziehung verschiedener Entwicklungsreize, erkläre ich auch die verschiedenen Formen der Ergatogynen bei den Ameisen. Die Verschiedenheit der letzteren bei verschiedenen Ameisenarten beruht primär auf der verschiedenen Keimesanlage der betreffenden Arten, sekundär auf der Verschiedenheit der Entwicklungsreize. Früher glaubte ich, wie Weismann und Forel jetzt noch, wenigstens die Pseudogynen unmittelbar aus einer besonderen von jener der normalen Individuen derselben Art abweichenden Mischung der Keimesanlage erklären zu müssen, also unmittelbar blastogen wie die Hermaphroditen²⁾. In der vorliegenden Arbeit wurde ich jedoch durch eingehendere Prüfung der Thatsachen zur Annahme geführt, dass wir eine derartige besondere Anlage zur Erklärung der Pseudogynen nicht nötig haben, und dass diese letztere auch zu Folgerungen führt, die mit den Beobachtungsthatfachen nicht stimmen. Wenn wir aber durch modifizierte äußere Entwicklungsreize diese

1) Vergl. hierüber auch „Die zusammengesetzten Nester“ S. 221, wo ich dies bereits dargelegt habe.

2) l. c. S. 224.

Thatsachen besser erklären können, dürfen wir nicht zu speziellen Modifikationen des Keimplasmas unsere Zuflucht nehmen; das wäre gegen die Regeln einer richtigen Naturerklärung. Damit bleiben die Eigentümlichkeiten der verschiedenen Ergatogynen immer noch mittelbar und in ihrer eigentlichen tiefsten Ursache blastogen, ebenso wie die normalen Differenzen von Weibchen und Arbeiterin bei den betreffenden Arten. Unmittelbar und in Anbetracht des Entwicklungstadiums, in welchem sie durch die äußeren Reize veranlasst oder „ausgelöst“ werden, sind sie somatogen zu nennen. Es muss jedoch bemerkt werden, dass der Begriff „somatogen“ hier nicht in demselben Sinne gebraucht wird wie bei Variationen, die bei der Imago durch äußere Einflüsse veranlasst würden; denn das Larvenleben ist, namentlich bei den Insekten mit vollkommener Metamorphose, gleichsam als eine freilebende Fortsetzung des Embryonallebens zu betrachten mit Rücksicht auf die zu entwickelnden Eigenschaften der Imago, welche allein das definitive Vollendungstadium darstellt.

Die Annahme, dass die Arbeiterinnen der Ameisen (analog auch bei den Termiten) einen je nach den Gattungen und Arten oftmals verschiedenen Züchtungsinstinkt besitzen, durch welchen die Differenzierung der Keimesanlagen in dem befruchteten Ei zur aktuellen Differenzierung von Weibchen, Arbeiterin (und Soldaten) wird, ist nur eine logische Folgerung aus der Annahme, dass bei den Ameisen wie bei den Bienen Weibchen und Arbeiterin aus gleichartigen Eiern hervorgehen, welche — abgesehen von individuellen Verschiedenheiten — dieselbe Mischung der Keimesanlagen besitzen. Diesen von Emery¹⁾ näher ausgeführten Züchtungsinstinkt nehme ich ebenfalls an, wie aus der Applikation desselben auf die Erklärung der Pseudogynen hervorgeht. In der Entwicklung eines solchen Instinktes sehe ich keine größere Schwierigkeit als in der Entwicklung der anderen Arbeiterinneninstinkte bei den Ameisen. Dieselbe muss mit den Variationen des Keimplasmas, durch welche die blastogene Grundlage für die Differenzierung der Kasten gegeben wurde, Hand in Hand gegangen sein. Ich glaube übrigens, dass in der spezifischen Eigenart des Materials, d. h. in der spezifischen Keimesanlage des befruchteten Eies, welches die Ameisen erziehen, das Hauptmoment für die Verschiedenheit der Kasten bei verschiedenen Ameisenarten liegt, und dass die Verschiedenheit der betreffenden Züchtungsinstinkte dabei nicht bloß eine sekundäre Rolle in ursachlicher Beziehung spielt, sondern dass sie auch in sich betrachtet weit geringer ist als die organische Verschiedenheit des Materials bei den verschiedenen Arten. Dasselbe habe ich oben bereits in Bezug auf die Züchtung der Pseudogynen bemerkt und verweise deshalb auf jene Darstellung.

1) Zur Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Centralbl., 1894, Nr. 2.

Wenn meine Erklärung der ergatoiden Weibchen als Exzessbildung der typisch ergatoiden Entwicklungsrichtung in Folge eines Züchtungswechsels, ferner die Erklärung der pseudogynen Arbeiterinnen als Hemmungsbildung der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung, veranlasst durch den gerade entgegengesetzten Züchtungswechsel, richtig ist, könnte es vielleicht Manchem scheinen, als ob dadurch den Ameisen ein hoher Grad individueller Intelligenz zuerkannt würde, indem sie je nach Maßgabe verschiedener äußerer Umstände ihren normalen Brutpflegeinstinkt willkürlich abändern. Ich bin jedoch keineswegs dieser Ansicht; denn dieselbe beruht auf der falschen Voraussetzung, dass jede Modifikation eines ererbten Instinktes, welche durch die sinnliche Wahrnehmung veränderter äußerer Umstände veranlasst wird, als „intelligente Handlung“ aufzufassen sei¹⁾. Hierin befinde ich mich allerdings im Widerspruch mit vielen modernen Psychologen, welche jede neue, durch die sinnliche Erfahrung des Tieres veranlasste Verbindung von sinnlichen Vorstellungen ohne weiteres als intelligente bezeichnen. Dafür habe ich jedoch psychologische Autoritäten wie W. Wundt (Menschen- und Tierseele 2. Aufl.) auf meiner Seite.

Bei dieser Gelegenheit will ich in möglichster Kürze auf Einiges antworten, was man meiner psychologischen Auffassung des Tieres entgegengehalten hat.

Der einzige, der wirklich auf eine Kritik des hauptsächlichsten Differenzpunktes eingegangen, ist Emery²⁾, und man muss die Objektivität seiner Darstellung anerkennen, die auch einer gegnerischen Ansicht gerecht zu werden bestrebt ist. Meine Argumentation hatte gelautet: nur das Abstraktionsvermögen ist Intelligenz im eigentlichen Sinne; nun zeigen aber die Tiere kein Abstraktionsvermögen; also dürfen wir ihnen keine Intelligenz zuschreiben. Emery's Einwand hiergegen lässt sich, wenn ich ihn richtig verstanden habe, folgendermaßen zusammenfassen: „auch in den Erkenntnisprozessen der Tiere

1) Ich könnte noch hinzufügen: wenn meine *Lomechusa*-Hypothese richtig ist und die Anwesenheit dieser Gäste die Schuld daran trägt, dass in so vielen Kolonien von *sanguinea* so oft eine Menge Krüppel aufgezogen wird, dann müssten die Ameisen, falls sie ein wirkliches, wenn auch noch so geringes Abstraktionsvermögen besitzen, mit dieser Kanaille längst aufgeräumt und ihr gekündigt haben. Dies bliebe selbst wahr für den Fall, dass die *Lomechusa* an den Pseudogynen unschuldig sind; denn dass ihre Larven die betreffenden Kolonien ihrer Wirte durch Auffressen der Eier und jungen Larven schwer schädigen, ist eine davon unabhängige Beobachtungstatsache. Die „allmächtige“ natürliche Zuchtwahl hätte diesen Unfug ebenfalls nicht dulden dürfen, sondern ihm steuern müssen durch Bevorratung jener Weibchen, welche die Keimanlage zur Nichtduldung jener Gäste von Seite der Arbeiterinnen besaßen.

2) Intelligenz und Instinkt der Tiere. Biol. Centralbl., 1893, Nr. 4 u. 5.

sind implicite Urteile, Syllogismen enthalten. Die betreffenden Vorstellungen werden aber zu Abstraktionen erst durch den sprachlichen Ausdruck. Dieser Unterschied ist aber ein rein formeller. Darin, dass den Tieren eine eigentliche Sprache fehlt, liegt auch der Grund, weshalb sie kein eigentliches Abstraktionsvermögen besitzen. — Ich erwiedere hierauf erstens: der von Emery zugestandene Unterschied ist kein bloß formeller, sondern deutet hin auf eine wesentliche Verschiedenheit zwischen menschlichem und tierischem Erkenntnisvermögen. Zweitens: die Sprache ist nicht die Ursache des Abstraktionsvermögens, sondern das Abstraktionsvermögen ist die Ursache der Sprache; wenn also die Tiere keine eigentliche Sprache besitzen, ist das der beste Beweis dafür, dass sie kein Abstraktionsvermögen besitzen. Zur näheren Erklärung bemerke ich Folgendes: Ich gebe gerne zu, dass jede Assoziation sinnlicher Vorstellungen implicite ein Urteil oder einen Syllogismus enthält. Dies gilt jedoch für die ererbten Verstellungsassoziationen, welche auch Emery trotzdem nur als instinktiv, nicht als intelligent bezeichnet, ebenso gut wie für jene, welche durch die sinnliche Erfahrung des Tieres vermittelt werden. Ich muss also in Anbetracht des *judicium implicitum* entweder beide als intelligent bezeichnen oder keine von beiden. Ich wähle letzteres. Das *judicium implicitum* oder *materiale* ist nämlich gar kein *judicium* im eigentlichen, sondern nur in analogem Sinne. Es heißt *judicium* nur deshalb, weil ich es in ein wirkliches *Judicium* durch meinen menschlichen Verstand auflösen kann. Dieses Auflösungsvermögen aber ist es gerade, was Intelligenz bedeutet, nämlich die Einsicht in die Relation zweier Begriffe. Diese Einsicht schließt in sich ein Abstraktionsvermögen, durch welches allgemeine Begriffe gebildet, und ein Reflexionsvermögen, durch welches sie in ihrer Beziehung zu einander und zum erkennenden Subjekte erkannt werden. Auf dem Abstraktionsvermögen und Reflexionsvermögen beruht die Möglichkeit der Sprache, des geistigen Fortschritts, der Wissenschaft. Dass das tierische Erkenntnisvermögen zur Abstraktion und Reflexion nicht befähigt ist, bedeutet keinen bloß formellen Unterschied, sondern einen in dem tiefsten Wesen der Tierseele begründeten: sie besitzt bloß eine sinnliche Erkenntnisfähigkeit, keine geistige, während der Mensch beide, allerdings in ihrer Bethätigung auf das innigste mit einander verbundene Fähigkeiten besitzt.

Nun zum Verhältnis von Abstraktionsvermögen und Sprache. Ich gebe gerne zu, dass die Entwicklung des Abstraktionsvermögens beim Menschen durch die Sprache bedeutend gefördert werde. Aber ihre tiefste ursächliche Beziehung zu einander scheint mir gerade die umgekehrte zu sein¹⁾. Denn die Sprache ist der logische Ausdruck des

1) Vergl. auch Preyer, Die Seele des Kindes, S. 296: „In Wahrheit ist es

Gedankens, und in jedem Satze ist das Prädikat ein allgemeiner Begriff, also ein Produkt des Abstraktionsvermögens. Letzteres ist somit die logische Voraussetzung der Sprache. Es ist ferner auch die psychologische Voraussetzung für dieselbe, weil ohne Abstraktionsvermögen kein Bedürfnis zur Bildung einer Sprache vorliegt. Ich sage deshalb: Hätten die Tiere ein wirkliches Abstraktionsvermögen, so hätten sie auch längst eine eigentliche Sprache; daraus dass sie letztere entbehren, schließe ich somit, dass sie auch keine Intelligenz im eigentlichen Sinne haben.

Wenn Emery glaubt, ich sei einfachhin gegen jede Entwicklung der Arten und der Instinkte, so beruht dies auf einem Missverständnis¹⁾. Ich hielt es jedoch für nützlich darauf aufmerksam zu machen, wie schwach die Gründe sind, die speziell bei den Instinkten der Ameisengesellschaften für die Thatsächlichkeit einer solchen Entwicklung sprechen. Wenigstens mit dem Eocen oder Miocen scheinen manche komplizierte Instinkte keine Aenderung mehr erfahren zu haben. An der bis in die Details übereinstimmenden Form des Sklavereinstinktes der europäischen und der nordamerikanischen Amazonenameise (*Polyergus rufescens* und *P. lucidus*) habe ich dies nachgewiesen²⁾. Im übrigen ist die Entwicklungstheorie, gleichviel in welcher Gestalt, für mich eine Hypothese, auf deren Standpunkt ich mich jedoch bei keiner Untersuchung a priori stelle. Diese Zurückhaltung kann der Objektivität einer wissenschaftlichen Studie keinen Schaden bringen.

Auch mein Freund Forel hat in einem auf der letztjährigen (66.) Naturforscherversammlung zu Wien gehaltenen Vortrage „Gehirn und Seele“ meine „Psychologie der Ameisengesellschaften“³⁾ einigen kritischen Bemerkungen unterzogen. Forel äußert daselbst die Befürchtung, mein „Scharfsinn“ habe mich verlassen, weil ich die Intelligenz der Ameisen mit derjenigen des Menschen, nicht mit derjenigen anderer Tiere verglichen. Es wäre mir nun interessant gewesen zu erfahren, mit welchen Tieren ich die sozialen Gesellschaftseinrichtungen der Ameisenstaaten, die auch von Lubbock⁴⁾ den menschlichen Gesellschaftseinrichtungen zunächst gestellt worden waren, hätte vergleichen sollen. Davon sagt jedoch Forel nichts. Dafür spricht er von „plastischen Neurocymthätigkeiten“, die auch schon bei Insekten, aber in viel höherem Grade bei Wirbeltieren vorkommen. Dieser neue Name, mit welchem Forel jene Thätigkeiten bezeichnet, die man früher „intelligente“ genannt, gefällt auch mir recht gut. Ist aber

nicht die Sprache, welche den Verstand erzeugte, sondern der Verstand ist es, welcher einst die Sprache erfand“.

1) Vergl. Die zusammengesetzten Nester, S. 214.

2) l. c. S. 250.

3) Dieselbe bildet das vorletzte Kapitel der „Zusammengesetzten Nester“.

4) Ameisen, Bienen und Wespen (Leipzig 1883) S. 1.

durch diesen neuen Namen schon bewiesen, dass jene Thätigkeiten ein eigentliches Abstraktionsvermögen einschließen und wesentlich gleichartig sind mit dem menschlichen Denken? Ohne eine *petitio principii* jedenfalls nicht. Forel hat also hier gegen mich nichts bewiesen; er ist nicht auf den Kernpunkt der Frage eingegangen, indem er sagt: „Um die Ameisenintelligenz zu negieren, fordert Wassmann von diesen Insekten menschenähnliche *Raisonnements*, die sie natürlich nicht machen können.“ Was ich auch von einer Ameisenintelligenz fordere, falls der Name „Intelligenz“ nicht ein Missbrauch des Wortes sein soll, habe ich hinreichend auseinandergesetzt, und auch Andere, wie Emery, haben es richtig aufgefasst.

Forel vergleicht ferner die Zähmbarkeit höherer Tiere mit der Kulturentwicklung niederer Menschenrassen. Ich glaube, dass dieser Vergleich zu Schlussfolgerungen führt, die denjenigen Forel's entgegengesetzt sind. Kulturentwicklung, mag sie noch so langsam sein, bleibt doch immer Kulturentwicklung; aus der Zähmbarkeit wird jedoch nie Kulturentwicklung, selbst nicht bei jenen höheren Tieren, die schon seit Jahrtausenden unter dem bildenden Einflusse der menschlichen Intelligenz stehen. Selbst der kluge Pudel Van, der den Unterricht eines Lubbock genoss, brachte es nicht bis zum selbstständigen Vergleich von Begriffen, d. h. bis zum Abstrahieren oder Denken¹⁾. Dass gerade zwischen den Seelenthätigkeiten der höheren Tiere und denen des Menschen trotz der Aehnlichkeit der Gehirnbildung und der Sinnesorgane eine unüberbrückbare Kluft besteht, ist ferner auch ein Beweis dafür, dass die geistigen Thätigkeiten des Menschen nicht bloß Gehirnprozesse sind. Fritz Schultze, dem Forel schwerlich wird vorwerfen können, dass er „durch Voreingenommenheit geblendet“ sei, hat dies im ersten Band seiner vergleichenden Seelenkunde vortrefflich nachgewiesen.

Noch auf eine Seite der Rede Forel's muss ich mit ein paar Worten eingehen. Er hat daselbst den monistischen Gottesbegriff dem theistischen gegenübergestellt und letzteren als „*Deus ex machina*“ und überhaupt als unhaltbar bezeichnet. Forel scheint den Theismus mit dem Okkasionalismus zu verwechseln und ebensowenig wie Haeckel eine genauere Kenntnis von der Gottesidee zu haben, wie sie in der christlichen Philosophie und Theologie entwickelt wird. Nur hieraus sind die Entstellungen des Begriffs der „Persönlichkeit“ u. s. w. zu erklären, durch die man gar nichts zu Gunsten des Monismus beweist. Forel hat ferner wie Haeckel übersehen, dass dasjenige, was im monistischen Gottesbegriff brauchbares sich findet, z. B. Gottes Unermesslichkeit und seine „innerste“ Gegenwart in allen Dingen, aus der theistischen Gottesidee entlehnt ist, während dasjenige, was den Mo-

1) Vergl. Lubbock, *On the senses, instincts and intelligence of animals* (London 1889), Chapt. XIV.

nismus vom Theismus wirklich trennt, nämlich die Annahme der substantiellen Einheit aller Wesen, der innern und äußern Erfahrung widerspricht. Ich will übrigens die Gottesbegriffe von Forel und Haeckel keineswegs einfachhin identifizieren. Letzterer, welcher nackt lautet „die Summe aller Atomkräfte und aller Aetherschwingungen im Universum“¹⁾ hat einen erborgten Mantel wie „Gottes Geist in allen Dingen“²⁾ besonders nötig, um noch den Schein eines Gottesbegriffs zu retten. Selbst auf die Gefahr hin, von Herrn Haeckel deshalb aus seiner Liste der „denkenden Naturforscher“ gestrichen zu werden, glaube ich hierüber meine Ansicht aussprechen zu müssen. Wer sich näher über Monismus und Theismus orientieren will, dem möchte ich das Studium des zweiten Bandes des Werkes „Die großen Welträtsel“³⁾ von Tilmann Pesch sehr empfehlen.

Nachtrag.

Da diese Arbeit schon Anfang März eingesandt wurde, sind durch meine seitherigen Beobachtungen einige nachträgliche Bemerkungen nötig geworden. Aus der bisher 173 *sanguinea*-Kolonien (bei *Exacten*) umfassenden Statistik hebe ich Folgendes heraus:

- 1) Die *Lomechusa*-Bezirke und Pseudogynen-Bezirke fallen tatsächlich zusammen; d. h. die 18 Pseudogynen-haltigen und die 20 *Lomechusa*-haltigen Kolonien sind teils identisch, teils benachbart.
- 2) In keiner einzigen jener 18 Kolonien wurden 1895 statt der normalen ♂ nur Pseudogyne aufgezogen, sondern überall beide, nur in 2 derselben zugleich auch vereinzelte normale ♀.
- 3) In einer jener 18 Kolonien sind, abweichend von den übrigen, alle nur möglichen Uebergänge zwischen ♂, Ps. und ♀ vorhanden außer den normalen ♂ und ♀, ja sogar eine an die Ps. sich anschließende Exzessbildung der ♀ (große, breit-rückige, geflügelte ♀).

Einen eingehenderen Bericht über jene Statistik werde ich an einer anderen Stelle geben.

E. Wasmann.

1) Haeckel, Monismus, S. 33.

2) Ibid. S. 33.

3) Zweite Auflage, Freiburg, Herder, 1892.

Einige Erfahrungen über subkutane Injektionen mit Kochsalzlösungen und antidiphtherischem Serum bei tuberkulösen und nichttuberkulösen Individuen.

Von Prof. Dr. Axel Johannessen.

Vortrag, gehalten in der biolog. Gesellschaft zu Christiania am 31. Mai 1895.

In der letzteren Zeit ist der Einwand gegen die subkutanen Injektionen mit antidiphtherischem Serum gemacht worden, dass sie bei tuberkulösen Individuen einen gewissen Grad von Gefahr mit sich führen könnten.

Wie bekannt, kommen bei subkutanen Injektionen von schwachen Tuberkulinlösungen bei tuberkulösen Kindern Temperatursteigerungen, schneller Puls, lokale Reaktion in den Umgebungen der tuberkulösen Herde vor; die Temperatur steigt oft zu einer nicht unbedeutenden Höhe, 39–40° C, und hält sich hoch in mehreren — öfters bis zu 24 — Stunden.

Nun hat Prof. Hutinel in Paris¹⁾ ähnliche Wirkungen bei Injektionen von 0,7proz. Kochsalzlösungen bei tuberkulösen Kindern gesehen; die Temperatursteigerung ist doch hier vielleicht nicht ganz so hoch und scheint zuletzt auch nicht so konstant an die Tuberkulose gebunden zu sein wie beim Tuberkulin, indem die Reaktion bei tuberkulösen Individuen fehlen und bei nichttuberkulösen vorkommen kann.

Von 36 Fällen, wo Reaktion eintrat, wurde bei 11 bei der Sektion Tuberkulose gefunden, bei 19 konnte die Tuberkulose klinisch nachgewiesen werden, bei 6 endlich zeigte sich kein Zeichen dieses Leidens. Bei 93 von 176 injizierten Individuen trat keine Reaktion ein. Es wurden 30 ebem täglich eingespritzt. Die Erklärung dieser Verhältnisse ist er geneigt in einigen Versuchen von Max Matthes²⁾ zu sehen, der gesunden und tuberkulösen Individuen Deuteroalbumose, Heteroalbumose und Peptone injiziert und gefunden hat, dass die Reaktion bei den tuberkulösen Individuen am größten ist, und dass die Wirkungen desto mehr hervortreten, je mehr der injizierte Stoff sich den Peptonen nähert.

Es ist möglich, dass die Salzinjektionen die Albuminate des Blutes verändern — möglicherweise gewissermaßen peptonisieren — können.

Im Anschluss an diese Untersuchungen haben Martin, Variot und Sevestre beobachtet, dass nach subkutanen Injektionen von antidiphtherischem Serum bei tuberkulösen Kindern Temperaturerhöhungen und bedenkliche Wirkungen im Ganzen vorkommen können. Der letztgenannte Arzt nimmt sogar an, dass viele Kinder beim Injizieren mit der „Roux'schen Flüssigkeit“ zu Grunde gegangen sind.

1) Revue de la tuberculose, 1895, 25.

2) Deutsch. Arch. f. klin. Medizin, 1894, Bd. LIV, S. 39.

Um dieses Verhältnis zu studieren, habe ich in der hiesigen Universitätskinderklinik bei Individuen, die nicht an Diphtherie litten, eine Reihe von Injektionen vorgenommen, teils mit Kochsalzlösungen, teils mit einem antidiphtherischen Serum, welches von Herrn Direktor Dr. Malm nach der Methode von Roux hergestellt ist und in jedem Kubikzentimeter mindestens 60 Immunisierungseinheiten Behring's enthält.

22 Kinder, im Alter von 4 Monaten bis ungefähr 10 Jahren, wurden unter allen aseptischen Vorsichtsmaßregeln mit 30 ccm einer Kochsalzlösung von 0,7% subkutan injiziert.

Von den injizierten litten 6 an Tuberkulose, 6 zeigten mehr zweifelhaft tuberkulöse Symptome wie Pleuritiden, Drüsengeschwülste u. a. w.; 10 waren ohne alle tuberkulöse Symptome.

1 tuberkulöser Patient, 4 mehr zweifelhaft Tuberkulöse und 9 Individuen ohne tuberkulöse Symptome befanden sich nach der Injektion vollständig wohl.

Bei 7 Patienten, nämlich 2 tuberkulösen, 3 zweifelhaft und 2 nicht tuberkulösen, trat eine ganz schwache Temperatursteigerung von 37,8 bis 38,4° C auf, die sich am Abend, 5—8 $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Injektion, einfand und eine kurze Zeit, 1—2 Stunden, anhielt.

Bei einem Mädchen von 4 $\frac{1}{2}$ Jahren mit Coxitis tuberculosa, welches keine Temperatursteigerung zeigte, kam eine Stunde nach der Injektion starkes Angstgefühl und Delirien. Bei einem $\frac{4}{12}$ Jahr alten Mädchen, das durchaus keine tuberkulösen Symptome zeigte, traten 12 Stunden nach der Injektion eine Temperatur von 39,1° C, Erbrechen und Unruhe ein. 2 Patienten zeigten als einziges Symptom eine sehr bedeutende Schläfrigkeit.

Mit antidiphtherischem Serum wurden 41 Individuen, ebenfalls unter streng aseptischen Cautelen, injiziert; von diesen waren 7 erwachsene Krankenwärterinnen, der Rest Kinder von einigen Monaten bis 15 Jahren. Von den injizierten waren 8 tuberkulöse, 10 mehr zweifelhaft tuberkulöse; die übrigen litten an Krankheiten, wie Vulvovaginitis, Nervenkrankheiten, Intoxicatio alcalina, Prolapsus recti u. a. w.

Es wurden bei 6 Krankenwärterinnen und 11 Kindern 10 ccm, bei einer Krankenwärterin und 22 Kindern 20 ccm und schließlich bei einem Kinde 5 ccm injiziert.

Bei 2 tuberkulösen, 3 zweifelhaft und 6 nichttuberkulösen Kindern traten keine Symptome auf. Bei 1 tuberkulösen, 2 zweifelhaft und 3 nichttuberkulösen Kindern zeigte sich eine Temperatursteigerung von 38,0—38,6° C. Die Temperatursteigerung fand sich am Abend 5 bis 10 Stunden nach der Injektion ein und hielt ganz kurze Zeit, 1 bis 2 Stunden, an.

Bei allen erwachsenen Individuen, sowie bei 6 tuberkulösen, 4 zweifelhaft und 13 nichttuberkulösen Kindern trat ein oft sehr ausgesprochenes

Erythem auf, welches teilweise die ganze Oberfläche des Körpers einnehmen konnte und in 4 Fällen mit Schmerzen und Anschwellungen der Gelenke verbunden war. Das Erythem fand sich vom 2. bis zum 16. Tage nach der Injektion ein und war in 2 Fällen, nämlich bei einem zweifelhaft und einem nichttuberkulösem Kinde, mit Temperatursteigerungen bis ungefähr $40,1^{\circ}\text{C}$ verbunden.

Bei den Erwachsenen traten ebenfalls Temperatursteigerungen auf, wie auch hier die Gelenkaffektionen besonders hervortretend waren und bei allen beobachtet wurden. Die Rekonvaleszenzzeit dauerte bei diesen Individuen 2—3 Wochen und war von Mattigkeit und Schlaflosigkeit begleitet.

Bei 3 Kindern folgte ein zweimaliges Auftreten des Erythems, bezw. 2, 7 und 9 Tage, nachdem es das erste Mal verschwunden war.

Bei einem 9jährigen Mädchen, das unter der Diagnose Hysterie in der Klinik aufgenommen war, und bei welchem kleine geschwollene Drüsen in der Inguinalregion beobachtet waren, wurde 15 Tage nach der Injektion $0,5\text{‰}$ Albumin im Harn gefunden, am Tage nachher 3‰ , am folgenden Tage Spuren, die sich 12 Tage hielten. Außerdem wurden sparsam rote und weiße Blutkörperchen, aber keine Cylinder nachgewiesen. Während des Erythems zeigte der kleine Patient eine Temperatur von $39\text{--}40^{\circ}\text{C}$, gleichzeitig mit einer bedeutenden Vergrößerung der nun auf Druck sehr schmerzhaften Leistendrüsen.

Bei 3 von den injizierten Individuen wurden Diphtheriebacillen nachgewiesen, bei einem 6jährigen Knaben am Tage der Injektion, bei einem 5jährigen Mädchen und einem 1jährigen Knaben an dem folgenden Tage. Die Bacillen kamen bei dem erstgenannten Patienten 7 Tage vor und zeigten sich virulent für Meerschweinchen; bei dem zweiten Patienten konnte man die Bacillen, die sich übrigens als nicht virulent für Meerschweinchen zeigten, 3 Tage nachweisen; der dritte Patient endlich wurde nach dem städtischen Epidemielazareth geschickt.

Aus den mitgeteilten Untersuchungen, die selbstverständlich fortgesetzt und erweitert werden müssen, scheint hervorzugehen, dass die Injektionen mit Kochsalzlösungen keine besondere Reaktion hervorgerufen haben, und dass man nicht behaupten kann, dass die Wirkungen verschieden gewesen sind bei tuberkulösen und nichttuberkulösen Individuen; dass die Injektionen mit Serum bei nichtdiphtherischen Individuen in so großen Dosen, wie 10—20 ccm, in einer Mehrzahl von Fällen und besonders bei erwachsenen Personen ganz ernsthafte Intoxikationssymptome hervorgerufen haben; dass endlich auch hier kein Unterschied zu sein scheint zwischen tuberkulösen und nichttuberkulösen Individuen in Bezug auf die Reaktion gegen die injizierte Flüssigkeit.

Methoden zur Messung des respiratorischen Gaswechsels.

Wenn sich ein lebendes Wesen einige Zeit in einem allseitig gegen die Umgebung abgeschlossenen Raum aufhält, so verändert sich bekanntlich infolge der Atmung die Luft dieses Raumes in der Weise, dass sie reicher an Kohlensäure und Wasser, ärmer an Sauerstoff wird. Genauere Messungen haben ergeben, dass dieser respiratorische Gaswechsel nicht immer gleich stark ist; er zeigt sich abhängig von der Zufuhr von Nahrung, von der Art der Nahrung, von funktionellen Leistungen des Organismus, die willkürlich oder reflektorisch ausgeübt werden, und von Aenderungen in der Körpertemperatur. Die Kenntnis des Gaswechsels liefert uns also ein Bild von der Intensität des Stoffwechsels innerhalb eines Organismus; denn nicht bloß die Zufuhr von Nahrung, sondern sowohl Arbeit irgend welcher Art, als auch Erhöhung der Temperatur haben einen regeren Stoffwechsel zur Folge. Es ist daher auch von praktischer Bedeutung, Methoden zu finden, die den Gaswechsel möglichst genau zu messen gestatten; denn dadurch vermag man z. B. die Einwirkung erhöhter Temperaturen, die Einwirkung des Fiebers auf den Organismus kennen zu lernen oder aus der Verschiedenheit des Gaswechsels bei Zufuhr von Eiweiß, Fett oder Kohlehydraten Schlüsse auf die im Körper vor sich gehenden Umsetzungen zu ziehen. Misst man gleichzeitig mittels eines Kalorimeters die in derselben Zeit produzierte Wärmemenge, und kennt man außerdem die Wärme, welche bei der Verbrennung der dem Organismus zugeführten Nahrung frei wird, so kann man auch die theoretisch wichtige Frage beantworten, ob die vom Organismus abgegebene Wärmemenge gleich ist der durch den Stoffwechsel entstehenden.

Die einfachste Methode, den respiratorischen Gaswechsel zu messen, besteht darin, dass man ein bestimmtes, abgeschlossenes Luftvolumen, in dem sich das Versuchstier oder ein Mensch genügend lange Zeit aufhält, vor und nach dem Versuch analysiert. Diese schon aus dem Anfang des Jahrhunderts stammende Methode ist bis in die neuere Zeit hinein angewandt worden, dann aber wegen der Mängel, an der die Resultate leiden, aufgegeben worden. Ist nämlich der Luftraum, in welchen das Tier gebracht wird, klein, dann ändert die Respirationsluft stetig ihre Zusammensetzung und das Versuchstier kommt mit der Ausdehnung des Versuches unter immer abnormere Bedingungen. Ist der Luftraum aber sehr groß, dann werden die Aenderungen in der Zusammensetzung der Luft so gering, dass die unvermeidlichen Versuchsfehler der Analysen die Ergebnisse allzusehr beeinflussen.

Die Methode musste also in der Richtung geändert werden, dass die Atmungsluft stets ihre normale Zusammensetzung behalten konnte. Das ließ sich entweder in der Weise erreichen, dass die expirierte Kohlensäure beseitigt und durch Sauerstoff ersetzt wurde, oder dadurch, dass durch den Versuchsapparat konstant Luft hindurchströmte, deren Menge gemessen und die vor und nach dem Passieren des Raumes, in dem sich das Tier aufhielt, analysiert wurde. Beide Verfahren, die ursprünglich von Lavoisier angegeben sind, haben eine vollkommene Ausbildung erfahren, u. z. das erste Verfahren in der Anordnung des Apparates von Regnault und Reiset, das zweite in dem Apparat von Pettenkofer.

Beim Regnault-Reiset'schen Apparat¹⁾ befindet sich das Versuchstier in einem von der Außenluft sicher abgeschlossenen Behälter, aus dem zwei Rohre, das eine vom Boden, das andere von der Decke des Behälters, zu zwei mit starker Kalilauge gefüllten Flaschen führen, die dazu bestimmt sind, die expirirte Kohlensäure zu absorbieren. Diese birnförmigen Flaschen sind an ihren unteren Mündungen durch einen Gummischlauch verbunden und werden durch einen Motor abwechselnd gehoben und gesenkt, so dass die Kalilauge abwechselnd aus der einen Flasche in die andre und dann wieder zurückfließt. Die Wirkung der Bewegung ist, dass die Luft im Atmungsbehälter abwechselnd in die Flaschen eingesogen und wieder ausgetrieben wird, wobei die Kohlensäure derselben von der Kalilauge absorbiert wird. Um dies noch zu befördern, sind die Flaschen mit einer großen Zahl enger Glasröhren angefüllt, an deren sehr großer Oberfläche ein großer Teil der Lauge hängen bleibt, wenn dieselbe aus der in die Höhe steigenden Flasche abläuft, und so die gleichzeitig in die Flasche einströmende Luft schnell des größten Theils ihrer Kohlensäure beraubt. Da nun auf diese Weise die vom Tier ausgeatmete Kohlensäure mehr oder weniger vollständig entfernt wird, während das Tier gleichzeitig Sauerstoff aus der Luft aufnimmt, so entsteht eine Luftverdünnung, in Folge deren durch ein drittes in den Behälter mündendes Rohr aus einem Gasometer ein der verschwundenen Kohlensäure gleiches Volum von reinem Sauerstoff eintritt. Vor Beginn und nach Beendigung des Versuches werden die Kalilaugeflaschen zusammen mit dem Gummischlauch gewogen; die Gewichts Differenz ergibt die Kohlensäuremenge. Das Volumen des eingetretenen Sauerstoffs wird direkt am Gasometer abgelesen. Außerdem wird kurz vor dem Abbruch des Versuchs eine Probe aus dem Luftraum entnommen und analysiert. So erhält man alle Daten zur Berechnung der ausgeatmeten Kohlensäure und des vom Tier aufgenommenen Sauerstoffs.

Von Pettenkofer wurde diesem Verfahren der Vorwurf gemacht, dass sich mit der Zeit übelriechende und schädliche Exhalationsgase im Innern des Apparates ansammeln und die Versuchstiere krank machen könnten. Seegen und Nowak leiteten deshalb die ein- und ausströmende Luft durch Verbrennungsrohre, in denen Gase wie Wasserstoff und Grubengas unschädlich gemacht werden. Es hat sich aber gezeigt, dass jene Befürchtung grundlos war.

Bei der Anordnung von Pettenkofer²⁾ wird aus einem nicht fest abgeschlossenen Raum von beliebiger Größe die Luft fortwährend durch Saugapparate aspirirt; sie passiert sodann eine Gasuhr, mit der ihr Volumen gemessen wird. Ein während des Versuches konstanter Bruchtheil der aspirirten Luft wird dieser durch kleine Pumpen entnommen und analysirt. Zu diesem Behuf wird die Luft zuerst durch eine Röhre geleitet, die Bimsstein mit konzentrierter Schwefelsäure enthält, welche das in der Luft enthaltene Wasser absorbiert, dann durch eine Röhre mit titrirter Barytlösung, in der die Kohlensäure vollkommen gebunden wird, und schließlich durch eine kleine Gasuhr. Eine ganz gleich gebaute Saug-

1) Regnault u. Reiset, *Annales de chimie et phys.* (3) XXVI, 1849; Reiset, *Ebenda* LXIX, 1863.

2) Pettenkofer, *Abhandl. d. math.-phys. Klasse der Akad. zu München*, IX, 1862.

pumpe entnimmt fortwährend der Umgebung des Versuchsraums eine Probe von der Luft, die an die Stelle der aus dem Raum aspirierten Luft tritt; sie wird auf dieselbe Weise analysiert. Bei dieser Methode können also nur die ausgeschiedene Kohlensäure und das Wasser bestimmt werden, den Sauerstoff muss man berechnen. Auf ihn häufen sich daher alle Versuchsfehler, welche bei der Bestimmung der Kohlensäure und des Wassers etwa gemacht werden.

Einige Abänderungen des Pettenkofer'schen Verfahrens sind von Voit, Zuntz u. A. angegeben worden.

Das Regnault-Reiset'sche Verfahren galt bisher als nur für kleinere Tiere anwendbar, weil man glaubte, dass aus einem größeren Raum, wie er für Menschen und größere Versuchstiere erforderlich wird, die Kohlensäure nicht so reichlich von den Kaliflaschen absorbiert werden könnte, dass die Tiere im Apparate keinen Schaden litten. Jetzt¹⁾ hat Hoppe-Seyler die Regnault-Reiset'sche Anordnung so weit verändert, dass der Gaswechsel von Menschen bis zu 24 Stunden ununterbrochen gemessen werden konnte, ohne dass diese über Beschwerden zu klagen hatten.

Um eine bessere Kohlensäureabsorption herbeizuführen, suchte Hoppe-Seyler hauptsächlich eine stärkere Ventilation des Atemraums durchzuführen. Er wandte zwei Paar voluminöser Kaliflaschen an, die, wie bei der Regnault-Reiset'schen Anordnung, durch einen Gummischlauch verbunden sind, in dem die Kalilauge bei der abwechselnden Hebung und Senkung der Flaschen von einem Paar zum andern fließt. Die Bewegung der Flaschen wird durch einen Wassermotor bewirkt. Die Flaschen jeder Seite sind oben unter sich durch ein gebogenes Rohr verbunden. In jeden der beiden Bogen münden in der Mitte von oben und unten, einander gegenüber, zwei Röhren ein. An den Einmündungsstellen sind leicht bewegliche aus Kautschukplatten bestehende Ventile angebracht, welche nach oben hin sich öffnen können; das eine öffnet sich also jederseits in die von oben in den Bogen einmündende Röhre, das zweite in das Lumen des Bogens selbst. Herrscht in einem Paar Kaliflaschen ein niedrigerer Druck als in den zwei in den Bogen mündenden Röhren, was der Fall ist, wenn dasselbe durch den Motor gehoben wird, so strömt die Luft durch die von unten in den Bogen mündende Röhre in die Kaliflaschen, und das obere Ventil schließt sich. Ueberwiegt durch Senkung der Kaliflaschen umgekehrt der Druck in diesen, so strömt die Luft aus den Kaliflaschen in die von oben in den Bogen mündende Röhre, das untere Ventil schließt sich. Also strömt die Luft durch die von unten einmündende Röhre in die Kaliflaschen, durch die von oben einmündende aus den Flaschen heraus.

Diese vier Rohre gehen nun zum Atemraum, der aus einem Kessel aus Eisen in Gestalt eines liegenden Zylinders besteht, und zwar in der Weise, dass an den zwei Enden des Zylinders oben die zwei unten in die Bogen einmündenden und unten die zwei oben in die Bogen einmündenden Rohre einlaufen.

Wenn der Motor in Bewegung gesetzt wird, so wird abwechselnd durch die obere Oeffnung am einen Ende des Zylinders Luft aus dem Atemraum angesaugt und gleichzeitig die aus einem Paar Kaliflaschen kommende Luft am anderen Ende unten eingeblasen. Außerdem

1) Zeitschrift für physiol. Chemie, XIX, 1894.

bringt die Anordnung der Ventile den Vorteil mit sich, dass die aus den Kaliflaschen fortgeführte Luft nicht durch dasselbe Rohr in den Atemraum zurückgekehrt, durch das sie ihn verließ.

Die so erreichte viel kräftigere Ventilation ermöglicht eine viel vollkommenere Kohlensäureabsorption in den großen Kaliflaschen.

Gegen das Regnault-Reiset'sche Verfahren machte man geltend, der Atemraum könne nicht luftdicht abgeschlossen werden. Man schloss das daraus, dass in seinem Inneren im Verlaufe des Versuches die Stickstoffmenge zunahm; da sich aber die Stickstoffmengen in den Einnahmen und Ausgaben des Versuchstieres als gleich groß erwiesen, so könne nur Stickstoff aus der umgebenden Atmosphäre eingedrungen sein. Hoppe-Seyler glaubt jedoch, dass die geringe Stickstoffzunahme daher rühre, dass durch die Sperrflüssigkeit des Sauerstoffgasometers Stickstoff der Atmosphäre in den Sauerstoff diffundiere und mit diesem durch das Zuleitungsrohr in den Atemraum gelange. Um diese Fehlerquelle nach Möglichkeit zu beseitigen, veränderte Hoppe-Seyler das Gasometer. Er versah sowohl die Glocke desselben, in der sich der Sauerstoff befindet, wie den Behälter für die Sperrflüssigkeit mit doppelten Wänden. Nun taucht die äußere Glockenwand in den Raum zwischen äußerer und innerer Behälterwand, der auch Sperrflüssigkeit enthält. Wird jetzt in den Raum zwischen den zwei Glockenwänden ebenfalls Sauerstoff gebracht, so gelangt die geringe Menge Stickstoff der atmosphärischen Luft, die durch die Sperrflüssigkeit hindurchdiffundiert, erst in den Sauerstoff, der sich im Raum zwischen den zwei Glockenwänden befindet. Aus diesem kann von dem Stickstoff dann durch abermaliges Passieren der Sperrflüssigkeit ein Teil in den inneren Glockenraum gelangen, der allein mit dem Atemraum kommuniziert. Das können aber immer nur Spuren sein, weil der Partialdruck des Stickstoffs im Sauerstoff zwischen den Glockenwänden nur äußerst gering ist. Die Glocke könnte sich nun aber nicht zur Austreibung des Sauerstoffs in den Atemraum in dem Behälter senken, weil sonst der Sauerstoff zwischen ihren Wänden komprimiert werden müsste. Darum ist noch ein zweites Gasometer aufgestellt, das mit dem Raum zwischen den Glockenwänden verbunden ist und aus diesem beim Sinken der Glocke den Sauerstoff aufnimmt.

Vor und nach der Ausführung eines Versuches wird der Sauerstoff im Atemraum und im Gasometer, die Kohlensäure im Atemraum und in der Kalilauge quantitativ bestimmt, die Person gewogen und Temperatur und Luftdruck gemessen.

Eine Reihe von Versuchen ergab, dass während der ganzen Dauer des Versuchs der Sauerstoffgehalt der Luft im Atemraum annähernd gleich groß bleibt, die Kohlensäuremenge indessen beträchtlich (bis zu 7%) zunimmt. Trotzdem haben die Personen, die zum Experimente dienten, weder dadurch irgend welche Beschwerden gehabt, noch durch die sich anhäufenden Exhalationsprodukte, die nicht durch Verbrennen entfernt wurden.

Da Rosenthal bei seinen kalorimetrischen Untersuchungen in die Lage kam, auch den respiratorischen Gaswechsel zu untersuchen, so hat er die beiden bisher angewandten Methoden (die von Pettenkofer und die von Regnault und Reiset) seinem Apparate anzupassen gesucht¹⁾.

1) J. Rosenthal, Kalorimetrische Untersuchungen. Archiv f. Anatomie und Physiologie, Physiol. Abteilung, 1894.

spirationsprodukte entweder nach der einen oder nach der anderen bestimmt werden. Die Luft wird in beiden Fällen so geleitet, dass sie von hinten in den Tierraum eintritt, am vorderen Rande umbiegt und zwischen diesem und der eigentlichen Kalorimeterwand wieder nach hinten zieht, um durch eine zweite Röhre, mit den Respirationsprodukten beladen, abzuziehen. Der größere Bruchteil der austretenden Luft wird von einer Wasserstrahlpumpe durch eine Gasuhr gesogen, einen kleineren saugt eine Quecksilberpumpe, die durch einen Motor in Bewegung gehalten wird, durch ein gewogenes Chlorcalciumrohr, das sämtliches Wasser zurückhält, drückt ihn dann durch ein Rohr mit feuchten Bimssteinstücken, von da durch mehrere Flaschen und eine Pettenkofer'sche Röhre, die mit titriertem Barytwasser gefüllt sind, und endlich durch eine kleine Gasuhr hindurch. Nach Beendigung des Versuches wird das Chlorcalciumrohr gewogen und der Titer eines Teiles des Barytwassers bestimmt, nachdem sich das Bariumkarbonat abgesetzt hat.

Bei einer Ventilation von 200 l in der Stunde steigt der Kohlensäuregehalt der Luft im Kalorimeter höchstens auf 1,35 %.

Soll das Regnault-Reiset'sche Verfahren in Anwendung kommen, so wird der gesamten aus dem Kalorimeter abgesogenen Luft Wasser und Kohlensäure vollkommen entzogen und dieselbe sodann in das Kalorimeter zurückgeleitet. Zu diesem Zweck strömt das aus dem Kalorimeter abgesaugte Gas zunächst zur Wasserabgabe durch ein mit Bimsstein-Schwefelsäure beschicktes Gefäß. Die Leitung gabelt sich alsdann; in jeden Zweig sind je zwei Kaliflaschen eingeschoben. Um die Kohlensäure möglichst vollkommen zu absorbieren, strömt die Luft durch versilberte Siebe in die Kalilauge ein und perlt durch diese hindurch. Etwa aus der Kalilauge mitgerissenes Wasser wird in weiteren mit Bimsstein und Schwefelsäure gefüllten Röhren zurückgehalten. Die Ansaugung erfolgt hier durch zwei Quecksilberpumpen. Jede derselben besteht aus zwei mit einander kommunizierenden Glasgefäßen, welche zur Hälfte mit Quecksilber beschickt sind. Durch den schon erwähnten, auch bei der Anordnung nach Pettenkofer benutzten kleinen Motor, der durch eine Wasserluftpumpe in Bewegung gesetzt wird, wird bewirkt, dass das Quecksilber abwechselnd auf- und abgeht. So entstehen zwei abwechselnd wirkende Saug- und Druckpumpen, durch welche die Luft ohne Pause aus dem Kalorimeter abgesaugt und wieder in dasselbe hineingedrückt wird. Damit bei Ausdehnung eines Versuches über einen größeren Zeitraum die Kaliflaschen nicht mit Kohlensäure überladen werden, kann das ganze System von Absorptionsgefäßen durch Drehung passender Hähne plötzlich ausgeschaltet und durch ein neues ersetzt werden. Die von Kohlensäure und Wasser befreite Luft wird in einem Sammelrohr vereinigt, durch das sie in das Kalorimeter zurückkehrt. Der Gasverlust wird ersetzt durch aus einem Gasometer unter konstantem Druck nachströmenden Sauerstoff, dessen Druck und Temperatur gemessen werden.

Um sich über die Zuverlässigkeit der Messungen mit seinem Apparat zu unterrichten, hat Rosenthal denselben vorher sorgfältig geprüft. Er verbrannte innerhalb des Kalorimeters Substanzen, deren chemische Konstitution bekannt ist, und deren Verbrennungsprodukte, die möglichst nur aus Kohlensäure und Wasser bestehen sollten, berechenbar sind. Rosenthal ver-

wandte hierzu in einer Reihe von Versuchen Alkohol, der sich in einer mit Baumwolldocht versehenen Glasflasche befand, in einer anderen Reihe Olivenöl, das annähernd die Zusammensetzung des Trioleinglyzerids hat; es wurde in einer gewöhnlichen Nachtlampe mit Schwimmerdocht verbrannt.

In der Mehrzahl der Versuche fand Rosenthal erheblich weniger Wasser, als bei der Verbrennung gebildet worden war, bei den Alkoholversuchen 50,53—91,37%, bei den Oelversuchen 59,75—88% der berechneten Menge. Dies hat seinen Grund darin, dass ein Teil des Wassers bereits im Kalorimeter kondensiert wird und sich dadurch der Berechnung entzieht. Je stärker die Ventilation und je höher die Temperatur im Kalorimeterraum ist, desto weniger Wasser wird kondensiert; das beweist ein bei höherer Temperatur ausgeführter Versuch, der 100,7% Wasser ergab. Bei Tierversuchen darf man aber so hohe Temperaturen nicht zur Anwendung bringen. Die Verbindung der Respirationsversuche mit kalorimetrischen nötigt daher, auf eine genaue Bestimmung des von dem Tiere abgegebenen Wassers zu verzichten. Annähernd kann man jedoch die Menge desselben aus dem Anfangs- und Endgewicht des Tieres und dem Gewicht seiner Einnahmen und Ausgaben berechnen.

Die Bestimmung der Kohlensäure gelingt dagegen sehr gut. Beispielsweise war bei gut gelungenen Versuchen mit Oelverbrennung die gefundene Kohlensäuremenge um weniger als 1% geringer als die berechnete. Die Sauerstoffmenge gab in der Regel um 2,5% zu große Werte, wahrscheinlich infolge eines Mangels im Sauerstoffgasometer. Rosenthal hofft diesen Fehler noch beseitigen zu können.

Wie schon früher bemerkt wurde, müssen bei dem Verfahren nach Regnault und Reiset zu Anfang und zu Ende des Versuchs Luftproben aus dem Tierraum entnommen und etwaige Änderungen in der Zusammensetzung der Luft in Rechnung gezogen werden. Für die hierzu notwendigen Luftanalysen hat Rosenthal einen Apparat konstruiert, welcher in kurzer Zeit die Kohlensäure und den Sauerstoff bis auf $\frac{1}{100}$ Kubikzentimeter zu messen gestattet.

R. H.

Sigm. Schenkling, Nomenclator coleopterologicus.

Eine etymologische Erklärung sämtlicher Gattungs- und Artnamen der Käfer des deutschen Faunengebietes. 12°. 224 S. Frankfurt a/M. H. Bechold 1894.

Da die Entomologie vielfach von Laien und auch solchen, die keine lateinischen Sprachstudien durchgemacht haben, mit Erfolg betrieben wird, so sind Hilfsmittel, wie sie in diesem Büchlein für die Käferkunde geboten werden, von Nutzen. Neben den alphabetisch geordneten Uebersetzungen und Erklärungen aller Gattungs- und Artnamen enthält es auch die Erklärung andrer in der Coleopterologie vorkommender Wörter, Ortsnamen, kurze Nachrichten über Autoren, ferner ein Verzeichnis der gebräuchlichen deutschen Käfernamen und ein Autorenverzeichnis. Es kann daher denjenigen, welche sich mit Käferstudien abgeben, empfohlen werden.

P.

Eine Anleitung für Studierende zum Gebrauch in praktischen Kursen der Physiologie. Mit 153 Abbild. 8°. XII u. 308 S. Stuttgart. Ferd. Enke. 1895.

Dass ein Buch wie das vorliegende in physiologischen Kursen nützlich ist und schon lange ein Bedürfnis war, ist unzweifelhaft. Bei dem Mangel an Vorarbeiten ist es schwer zu sagen, ob in der Auswahl des Stoffs und der Art, wie die Anleitung gegeben wurde, überall das Richtige getroffen wurde. Jeder Lehrer der Physiologie wird etwas Besonderes, das ihm sehr wichtig scheint, vermissen, Anderes für überflüssig halten. Nur die Erfahrung in den Kursen selbst kann darin entscheiden. Ich habe deshalb nur den Wunsch, dass die Benutzung des Buches recht bald dem Herrn Verfasser Erfahrungsmaterial genug an die Hand gebe, um es da, wo es nötig erscheinen sollte, zu vervollständigen und eventuell zu verbessern.

J. R.

T a g e s o r d n u n g

der 20. Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege zu Stuttgart

am 11., 12., 13. und 14. September 1895.

Dienstag, den 10. September, 8 Uhr Abends: Begrüssungsabend im Stadtgarten.

Mittwoch, den 11. September, 9 Uhr Vormittags: Erste Sitzung im grossen Saale der Museums-gesellschaft, (Oberes Museum), Lindenstrasse Nr. 10 und Kanzleistrasse Nr. 11. Bericht des Herrn Oberbaurat Prof. Baumeister über die aus den deutschen Städten eingegangenen Mitteilungen betr. Neuerungen auf dem Gebiete der Baupolizei. — I. Massnahmen zur Herbeiführung eines gesundheitlich zweckmässigen Ausbaues der Städte. Referenten: Oberbürgermeister Küchler (Worms), Beigeordneter und Baurat Stübßen (Köln). — II. Hygienische Beurteilung von Trink- und Nutzwasser. Referent: Geh. Mediz.-Rat Prof. Dr. Flügge (Breslau). Im Anschluss hieran: Eröffnung der Plan- und Modell-Ausstellung in den angrenzenden Sälen des oberen Museums. 4¹/₂ Uhr Nachmittags: Besichtigung des Stuttgarter Schwimmbads, Büchenstrasse Nr. 53¹/₂. 7 Uhr Abends: Festessen mit Damen im grossen Saale des Königsbaues, Fürstenstr.

Donnerstag, den 12. September, 9 Uhr Vormittags: Zweite Sitzung im grossen Saale der Museums-gesellschaft. — III. Die Erbauung von Heilstätten für Lungenkranke durch Invaliditäts- und Altersversicherungsanstalten, Krankenkassen und Kommunalverbände. Referenten: Direktor der Hanseatischen Versicherungsanstalt für Invaliditäts- und Alters-Versicherung Gebhard (Lübeck). Physikus Sanitäts-Rat Dr. Hampe (Helmstedt). — IV. Gasheizung im Vergleich zu anderen Einzelheizsystemen. Referent: Hofrat Prof. Dr. Meidinger (Karlsruhe). 3 Uhr Nachmittags: Gemeinschaftliche Wagenfahrt vom Charlottenplatz aus nach den Wasserreservoirs am Ameisenberg, der Kolonie Ostheim, den Neckarwasserwerken in Berg, der Königs-Karls-Brücke, den neuerrichteten Armenbauten und zum Jägerhaus auf dem Hasenberg. Abends: Gesellige Vereinigung daselbst. Die Wagen für die Rundfahrt werden von der Stadt gestellt.

Freitag, den 13. September, 9 Uhr Vormittags: Dritte Sitzung im grossen Saale der Museums-gesellschaft. — V. Schädlichkeit der Kanalgase und Sicherung unserer Wohnräume gegen dieselben. Referent: Stadtbaurat W. H. Lindley (Frankfurt a. M.). 4 Uhr Nachmittags: Besuch des Kgl. Schlosses Wilhelm auf Einladung Seiner Majestät des Königs Wilhelm II. von Württemberg. Nachher zwanglose Vereinigung am Kursaal in Cannstatt.

Samstag, den 14. September, Ausflug nach Tübingen und Bebenhausen.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. September 1895.

Nr. 18.

Inhalt: **Garbowski**, Descendenztheoretisches über Lepidopteren. — **Lönnberg**, On the variation and distribution of the smooth snake (*Coronella austriaca* Laur.) in Sweden. — **Hauser**, Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für die Entstehung der Geschwülste. — **Zacharias**, Ueber die vertikale Verteilung limnetischer Crustaceen, insbesondere über diejenige von *Cyclops oithonoides*.

Descendenztheoretisches über Lepidopteren.

Von **Dr. Tad. Garbowski**.

Trotz des ungeheueren Umfanges, den die entomologische und speziell die lepidopteristische Litteratur im Laufe der Jahre angenommen, ist das wissenschaftliche Facit — selbst in Betreff der am besten bearbeiteten Gruppe der Lepidopteren — nur dürftig zu nennen. Der bei weitem größte Teil diesbezüglicher Publikationen befasst sich mit geographischer Verbreitung, wobei die zahlreichen Faunenverzeichnisse mit Vorliebe mit synonymischen Streitigkeiten gewürzt werden, höchst selten aber allgemeinere Ausführungen enthalten. Was das interessante Gebiet der Biologie anbelangt, so sind aus Deutschland seit Weismann's „Studien“ nur kleine Beiträge zu verzeichnen, die sich in ängstlicher Bescheidenheit an dieses theoretische Werk anlehnen, ohne viel des Neuen zu bieten. Die geistreichen, wennschon nicht adäquaten Auslassungen J. Schilde's dürften eine isolierte Ausnahme bilden. So ist denn kein Wunder zu nehmen, dass man jede in dieses Fach einschlagende Neuigkeit mit großer Spannung erwartet und nachher genauester Prüfung unterzieht, in der angenehmen Hoffnung, in Besitz neuer Anhaltspunkte gelangen zu können, die ein tieferes Eindringen in das Wesen der Ontogenie und Phylogenie dieser Tiere ermöglichen werden. Angesichts des Umstandes, dass jene Formen der Entomologie zufallen, wird man leider in solchen Erwartungen regelmäßig enttäuscht.

In theoretischer Hinsicht ist es auch der Fall mit der jüngsten darwinisierenden Abhandlung, die soeben unter dem bedeutenden Titel erschienen ist:

I.

Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturveränderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylognese der Vanessen von E. Fischer in Zürich. Berlin, R. Friedländer u. Sohn, 1895. 8°, 36. Die Schrift wird durch die Bemerkung eingeleitet, dass diese Untersuchungen drei Jahre dauerten und kostspielig waren.

Die Arbeit zerfällt in zwei Abteilungen: eine experimentelle und eine theoretische. Die erste liefert greifbare Surrogate für die Spekulation der zweiten. Die sonstige Gliederung des kurzen Textes in Abschnitte und Paragraphen ist nicht von Belang. Abbildungen wurden leider keine beigegeben; der Verfasser versichert aber, dass gute Beschreibungen schlechten Abbildungen vorzuziehen sind.

Zu seinen Studien wurde der Verfasser durch die Lektüre des Weismann — unter Weismann versteht man in der Entomologie gewöhnlich nur dessen Descendenztheoretische Studien — und durch ein im Freien gefangenes Tagpfauenauge angeregt, dessen Vorderflügel mit einer schwarzen Makel am Innenrande geziert waren. Er hält diese Form für atavistisch, durch Kälte hervorgerufen, und begann mit Puppen einiger häufigeren Repräsentanten der alten *Rhopalocerengattung* *Vanessa* F. zu experimentieren, um durch Zucht aberrativer Formen die Art des Einflusses von Kälte und Wärme auf den Schmetterlingsorganismus festzustellen. Mehrere Tausende Puppen wurden dazu verbraucht.

Anstatt die Experimente mit dem Verfasser in chronologischer Reihe aufzuzählen, werden wir sie der Qualität nach in drei Gruppen sondern. Ein Teil der Versuchstiere war gleich nach der Verpuppung in einer relativ sehr niedrigen Temperatur gehalten und dann in der gewöhnlichen zur Entwicklung gebracht. Ein anderer Teil der Puppen wurde in einem Brutkasten von 34 bis 42° C. getrieben. Ein dritter Teil wurde abwechselnd abnormer Hitze und mäßigerer Temperatur oder zuerst der Kälte und dann intensiver Wärme ausgesetzt; eine entgegengesetzte Prozedur war den Puppen offenbar nicht zuträglich. Die Versuche wurden vornehmlich an *Vanessa io* (L.), *urticae* (L.) und *antiopa* (L.) angestellt. Von den übrigen centraleuropäischen Vertretern der Gruppe war kein genügendes Material aufzutreiben.

Von 500 Puppen der *Vanessa io* (Tagpfauenauge), welche durch 3 Wochen am Eis gehalten wurden, ergaben fünfzehn eine Form, die von Standfuß mit einem besonderen Namen, ab. *fischeri* zu Ehren des Züchters belegt wurde. Es kamen wohl mehrere Exemplare zur Entwicklung, haben jedoch keine Kraft gefunden, die Pupenhülle zu ver-

lassen und die Flügel auszuspannen. Diese Form besitzt zwar nicht jene Innenrandmakel, welche auf den Verfasser so anregend wirkte, ist dagegen durch das Fehlen der blauen Farbe in den Augenmakeln und durch schwarze, oft blau gekernte Marginalflecken (des Außenrandes) ausgezeichnet und dadurch interessant, dass das sonst dunkle Kolorit der Unterseite durch gelbliche Elemente stark aufgehellt erscheint. Es lässt sich nicht leugnen, dass die Richtung dieser Variation auf *Vanessa urticae* (Nesselfalter) hindeutet, bei welcher gelber Grund der Unterseite und schwarze, blaugekernte Marginalflecken auf der Oberseite normal sind. Bei erneuertem Versuche entwickelten sich aus 600 Puppen 50 Uebergangsformen, aber keine einzige „typische“ ab. *fischeri* Stdfs. Ein drittes Mal wurde der Versuch an 1000 Puppen wiederholt; das Resultat bestand in zwölf echten ab. *fischeri*, mehreren Uebergangsformen und vielen normalen *io*. Viele Puppen gingen zu Grunde; einige haben in der Puppenhülle verkrüppelte Falter ergeben, die Fischer allerdings als ab. *fischeri* ansieht. Es kamen auch Stücke vor, wie man sie ab und zu im Freien beobachten soll; der Vorderrand der Oberflügel und die mittlere Partie der Augenmakeln waren hier nigristisch verdunkelt.

V. urticae scheint für Kälte noch empfänglicher zu sein als die vorige. Schon ein einwöchentlicher Aufenthalt im kühlen Raume (0° bis $+1^{\circ}$ C.) genügte, um die nachher in Zimmertemperatur ausschlüpfenden Falter merklich zu beeinflussen; doch waren die Ergebnisse viel mannigfaltiger als bei *io*, so dass sich unter den erhaltenen Faltern keine zusammenhängendere Formengruppen spezifizieren ließen.

Viele höchst bemerkenswerte Formen sind dagegen bei *V. antiopa* (Trauermantel) zu verzeichnen. Ein größerer Posten Puppen, zuerst am Eis, später im Zimmer gehalten, lieferte: drei typische Stücke, einige Exemplare der bekannten schönen Spielart *hygiea* Heydenreich, sieben Mittelformen und mehrere Falter, bei denen das hellgelbe Kolorit des Außenrandes stark mit schwarzen Schuppen vermengt war. Bei einem anderen Versuche kam eine Aberration zur Entwicklung, die vom Verfasser ab. *artemis* benannt wurde; der crème-gelbe Außenrand ist verschmälert, die schwarze Submarginalbinde auf Kosten des eigentlichen sammtzen Flügelgrundes verbreitert, die blaue Fleckenreihe darin weit mächtiger ausgebildet, als es sonst der Fall ist, manche blaue Makeln nehmen dabei pfeilförmige Umrisse an, besonders in der Nähe des Vorderrandes.

Die zweite Klasse der Versuche bezieht sich auf den Einfluss abnormer Wärme. *V. io* fiel in einer Temperatur von 34 bis 38° C. etwas blasser und fahler aus, als sonst; die große, südliche, aus Sardinien bekannte Rasse, welche von Staudinger als *varietas magna*, *saturatus fulva* unter dem Namen var. *sardoa* beschrieben wurde, war

gegen alle Erwartung nicht vorhanden. Es ist dies um so mehr zu verwundern, als diese Form manchmal auch in Mitteleuropa als Spielart aufzutreten pflegt, wie ich das z. B. für Galizien angegeben habe. Bei der *V. urticae* wurden aber Formen erzielt, welche der südlichen, namentlich kleinasiatischen *v. turcica* Stdgr. entsprachen, teilweise sich sogar auf die mediterrane, auch in Sardinien fliegende *v. ichnusa* Bon. zurückführen ließen. Jene stellt eine saturierter gefärbte Mittelform vor, diese zeichnet sich in erster Linie durch den Mangel der schwarzen Makel in der Mitte der Vorderflügel aus. *V. antiopa* gab auch bei diesem Versuche recht überraschende Resultate. Eine besonders auffallende Form wurde als ab. *epione* Fischer aufgestellt. Das gelbe Marginalband ist stark verbreitert und in einzelnen Striemen bis zu der blauen, hier schwächer entwickelten Fleckenreihe ausgedehnt. Ein erneuerter Versuch ergab ähnlich wie bei *V. io* keine typische ab. *epione*, sondern normale Falter und Uebergänge. Nachdem aber die Puppen abwechselnd einer sehr hohen (45° C.) und einer niedrigeren Temperatur (35° C.) ausgesetzt wurden, dann entwickelten sich in ein und demselben Posten: 35 Stück ab. *epione*, eine ab. *hygiaea*, zwei Uebergänge zur *hygiaea*, eine melanistische Aberration mit kleinen blauen Flecken und schwarz bestäubter Saumbinde und die ab. *artemis* Fischer.

Die Puppen wurden endlich am Eis gehalten und dann in abnorme Hitze zum Ausschlüpfen gebracht. Einmal zeigte dabei die *V. antiopa* eine konstante Spielart mit stärkeren blauen Flecken, deren Größe ab- und zunahm, jenachdem, wie lange die Tiere der Kälte ausgesetzt waren (Uebergangsstadium ad ab. *artemis*). Ein anderes Mal entwickelte sich jedoch nur die Form *epione*, als ob die Puppen von Anfang an in großer Hitze gehalten gewesen wären. *V. io* war im allgemeinen bunter. Es fehlte die ab. *fischeri* Stdgr., es hat sich aber schließlich eine Form gefunden mit jenem schwarzen Innenrandflecken, der dem erwähnten Freilandexemplare eigentümlich war.

Von anderen einheimischen Arten dieser Nymphalidengruppe war das Versuchsmaterial viel zu gering, um für die Beurteilung des Temperatureinflusses irgendwie maßgebend zu sein. *V. polychloros* (L.) fiel nach Behandlung mit Kälte auf der Oberseite lichter und blasser aus, die schwarzen Flecke waren stärker entwickelt; in großer Wärme war sie umgekehrt weniger stark gefleckt und auf der Unterseite verdüstert; nach Kombination beider Extreme waren die schwarzen und blauen Flecke wiederum vergrößert, die Unterseite aber bunter gefärbt. Bei *Grapta c-album* (L.) erschien nach Behandlung mit Kälte eine auch im Freien anzutreffende Form mit mächtig entwickelter schwarzer Zeichnung auf der Oberseite und dunkler Unterseite; Wärme wirkte hingegen auf den ganzen Falter aufhellend. Auch *Pyrameis carthui* (L.) fiel in Wärme lichter aus. Bei der nahe verwandten

P. atalanta (L.) war das zinnoberrote Diagonalband merklich breiter, wodurch die Falter an die westsüdliche *P. callirrhoe* (F.) erinnerten. Durch Kälte werden die Zeichnungselemente dieser wenig variablen Arten kaum affiziert.

Auf Grund obiger positiver Resultate, welche sehr interessant und verdienstlich wären, wenn sie nicht bereits in noch umfassenderem Maßstabe Dr. M. Standfuss in mehreren kleinen entomologischen Intelligenzblättern veröffentlicht hätte, schreitet nun Fischer zu theoretischen Schlussfolgerungen und Spekulationen. Zuerst erörtert er die Phylogenese der Vanessen, nachher bemüht er sich die Giltigkeit des biogenetischen Gesetzes auch für diese Tiergruppe zu beweisen.

Der Ideengang Fischer's war ziemlich einfach. Wie dies eine phylogenetische Frage unvermeidlich mit sich bringt, greift der Verfasser bis an die Eiszeit zurück, und da damals in Europa ein recht kaltes Klima herrschen musste, hält er seine im Keller, respektive im Eisschranke gezüchteten Falter für mehr oder minder identisch mit damaligen Formen jetziger Arten. Ein weiterer einleuchtender Schluss wäre der, dass die in Wärme getriebenen Exemplare Formen bedeuten, in welche jetzige Arten umschlagen müssten, wenn es einmal in Europa noch wärmer werden sollte, oder wenn diese Falter dereinst unter einen südlicheren Himmelsstrich auswandern würden. Wann die praeglaciale *Urvanessa* gelebt hat, ob während des warmen Miocens oder später, weiß uns Fischer nicht zu sagen. *V. polychloros* und *urticae* hält er aber für postglacial. In Anbetracht dessen, dass die schwarzen, blau gekernten Marginalflecken der *V. urticae* und *antiopa* durch Kälte, das Blau des Tagpfauenauges aber durch Wärme manchmal vergrößert werden, gewinnt Fischer die Ueberzeugung, dass *V. io* der Eiszeit mit der ab. *fischeri* Stdfss. „wohl identisch gewesen sein muss“ (S. 21). Wie wir sehen, wird diese Behauptung nicht ohne Restriktionen aufgestellt. Der diluviale Trauermantel musste selbstverständlich mit der Kälteform ab. *artemis* Fischer viel Gemeinsames gehabt haben. Der alten *urticae*-Form entspricht wahrscheinlich jene dunkle Rasse, welche heute an den borealen Grenzen des palaearctischen Faunengebietes vorkommt¹⁾; es wurden ja durch Anwendung abnormer Wärme lichtere, weniger gefleckte Falter erzielt, wie sie im Süden des Gebietes fliegen (var. *ichnusa* Stdgr. u. var. *turcica* Stgr.); die centraleuropäische Form hält die Mitte. Dass dem wirklich so gewesen sein mag, ist nicht zu leugnen. An vielen anderen Lepidopteren kann man dieselbe Erscheinung beobachten. Von Heteroceren brauche ich nur die lappländische *Harpyia vinula* var. *phantoma* (Dalm.) oder die *Spilosoma fuliginosa* (L.) zu nennen, deren purpurrote Unterflügel bei der typischen Form eine schwarze Binde tragen,

1) var. *polaris* Stdgr.; *nigricans*, *macul. dorsal. cum mac. cost. conjuncta*,

im Norden Skandinaviens fast ganz verdunkelt sind ¹⁾ und auf Lussin oder schon in Triest nur noch kleine schwarze Marginalflecken behalten (var. *fervida* Stgr.). Wie soll sich aber die einstige Färbung der *V. io* und *antiopa* aus den Versuchen Fischer's ergeben? Die blaue Farbe in der Saumbinde der *antiopa* persistiert ja doch selbst bei italienischen Faltern. Fischer spricht hier von besonderer Widerstandsfähigkeit mancher Farben. Als Beispiel führt er *V. polychloros* an, die in Algier in einer ganz ähnlichen Form fliegt wie bei uns. Er prophezeit dennoch, dass eine konstante Wärmezunahme die blauen Makelkerne völlig auslöschen würde. Wenn das blaue Element wirklich so wärmescheu ist, warum tritt es nun bei der *io* erst bei höherer Temperatur auf und verschwindet bei der Kälteform ab. *fischeri*? Man könnte ebensogut das Widerspiel behaupten und die Phylogenie jener Formen dahin erklären, dass gerade die blauen Elemente als ein Resultat der Einwirkung von Wärme anzusehen sind. Als Belege hierfür könnte *V. io* und die südliche *V. antiopa* dienen, schließlich auch die ab. *artemis* selbst, welche bei Anwendung einer Temperatur von 35 bis 42° C. gleichfalls erzielt wurde. Formen wie ab. *epione*, ab. *hygiaea* oder die von Fischer nicht erlangte ab. *lintneri* Fitch., wovon wir ein schönes Stück im hiesigen Hofmuseum besitzen, wären dann dadurch zu erklären, dass abnorme Wärme auch auf andere Partien günstig wirkt u. dgl. Dass es derartiger willkürlicher und zum mindesten verfrühter Vermutungen und Deutungen noch mehrere geben kann, ist leicht begreiflich.

Ebenso haltlos ist das Schema der Stammformen und klimatischer Varietäten (späterer Formen), welche Fischer für andere Vanessen-gruppen angibt. Es liegt übrigens seinen Aussprüchen über *Gr. c.-album*, *Pyr. cardui* und *Van. (Aras.) prorsa levana* (L.) keine genügende experimentelle Basis zu Grunde, und was darüber richtiges gesagt wird, ist nicht neu. Die Sonderung der Falter in vier Gruppen war insoweit nicht nötig, als alle diese Abteilungen, von denen jede einen mehr minder ausgeprägten, eigentümlichen Variationsmodus besitzt, ohnehin generisch von einander verschieden sind, was Fischer zu ignorieren scheint. Was erfahren wir z. B. Neues oder Positives über die zweite Gruppe? Nach Feststellung der Thatsache, dass unserer *Gr. c.-album* die südliche Form *egea* (Cramer) entspricht und die erstere im Süden in den Hintergrund tritt, wozu kein besonderer Scharfsinn vonnöten war, begnügt sich Fischer mit der Alternative, dass *Gr. egea* entweder als eine konstant gewordene Varietät der *Gr. c.-album* (S. 24) aufzufassen oder auf eine andere Ausgangsform zurückzuführen ist. Das ist alles. Oder könnte für das Verhalten der dritten Gruppe (*Pyrameis* Hb.) eine einzige *P. cardui*

1) Das sporadische Vorkommen dieser var. *borealis* St dgr. (als Aberration) habe ich auch für Mitteleuropa konstatiert.

irgendwie maßgebend sein, die durch Einwirkung der Kälte und Wärme nacheinander, „etwas düster, zumal auf den Hinterflügeln“ (S. 17) gemacht wurde! Die vierte Gruppe bildet die durch Weismann klassisch gewordene *Van. (Aras.) prorsa levana*. Während wir z. B. bei *V. urticae* gesehen haben, dass eine allgemeine Aufhellung des Kolorits auf der Oberseite mit der Wärmezunahme Hand in Hand geht, — wie es nach Fischer auch bei einheimischen *Pyrameis*-Arten (*cardui* und *atalanta*) der Fall sein dürfte, — findet bei der *Ar. prorsa* das Umgekehrte statt. Die Sommerform ist hier ganz düster gefärbt, schwarzbraun und weiß gebändert, die Frühjahrsform *levana*, deren Puppen überwintern, hat eine rote, grell gezeichnete Oberseite. Dies widerspricht offenbar den früheren Schlüssen. Diese Schwierigkeit wird wohlweislich umgangen und die *Araschnia* (nach Weismann) als eine Art betrachtet, deren Saisondimorphismus nicht durch Wärmeinfluss, sondern durch Selektion ausgebildet wurde. Aus diesem Beispiele kann man ersehen, mit welcher Leichtigkeit je nach dem momentanen Bedürfnisse des erklärenden Descendenztheoretikers der Einfluss eines gewissen Faktors zu Gunsten eines anderen hypothetisch aufgeboben wird. Man ist selbst bei heterogensten Erscheinungen nie um einen Erklärungsgrund verlegen. Bei einer Form wie *V. antiopa* ab. *hygiaea* Heydenreich (Fr.), welche ebenso bei Anwendung der Kälte wie der Wärme gezüchtet wurde, sieht sich Fischer zu dem notwendigen Schlusse gedrängt, diese Aberration verhalte sich gegen Temperaturinduktionen ganz passiv, müsse vielmehr schon in der Raupe angelegt sein. Dabei vergisst Fischer, dass er, wenn er konsequent sein wollte, zu mehreren solchen Schlüssen und Aufhebungen seiner Hauptansichten genötigt wäre. Bei dem Versuche mit Kälte erhielt er unter anderem bei *V. io* nicht nur die ab. *fischeri*, sondern auch die normale Form und ganze Reihen von Uebergangsstadien. Und bei *V. antiopa* wurden sogar bei gleicher Behandlung Uebergänge einerseits zu der Kälteform *artemis*, andererseits zu der Wärmeform *epione* erzogen. Angesichts einer solchen Mannigfaltigkeit von Resultaten, welche gewiss nicht nur in der Temperatureinwirkung, aber auch in manchen anderen auf widernatürliche Verhältnisse einer Kellerrucht etc. sich beziehenden Faktoren ihren Grund haben mag, spricht Fischer selbst von „ganzen Komplexen von Faktoren“, welche auch mannigfaltig variiert sein können.

Trotz diesem Zugeständnisse glaubt der Verfasser auf Grund seiner Experimente die Giltigkeit des biogenetischen Gesetzes auch für die Lepidopterenflügel bewiesen zu haben. Er sieht sich dazu durch jene Fälle verleitet, wo der Falter auf Temperaturreize nicht reagiert. Ein solcher Falter muss entweder zu lange in seinem jetzigen Kleide herumfliegen oder wenigstens in dem neuerworbenen Habitus zu sattelfest geworden sein, was alles nur in der Biogenie seine Erklärung

finden kann. Sonst könne sich eine *prorsa*-Puppe, niedriger Temperatur ausgesetzt, in keinen *levana*-Falter umwandeln. *Levana* muss demnach eine alte Form sein. Bei *V. io* ist diese alte Form bereits ausgestorben und taucht nur noch bei descendenztheoretischen Versuchen als ab. *fischeri* Stdfss. auf. Die letztere sei nun gewiss eine atavistische Form, denn wie könnte sie sonst zur Entwicklung kommen? Dieser Gedankengang wirkt höchst befremdend. Der Verfasser beachtet offenbar nicht, dass er bei anderen Versuchen z. B. mit der *antiopa* „Zukunftsformen“ hervorgebracht hat. Es könnte daher auch eine ab. *fischeri* eine Zukunftsform bedeuten, welche in Europa fliegen soll, sobald eine Abkühlung dieser Partie unseres Planeten eintreten wird. Dem Verfasser scheint übrigens unbekannt zu sein, dass gerade während des Diluviums große zusammenhängende Hochplateaus mit steppenartiger und den Vanessen zusagender Vegetation eisfrei blieben und hinsichtlich des Klimas dem alluvialen Nordafrika entsprachen. Berechtigter wäre also die Behauptung, dass *V. io* von jenen warmen Plateaus aus, z. B. aus Podolien, nach und nach in benachbarte Thalgebiete einwanderte und, nachdem die Flügelfarben infolge stetigen Sinkens der Temperatur umgewandelt wurden, sich nur in Südeuropa in ihrer ursprünglichen Form zu erhalten vermochte. So würde es naheliegen, die var. *sardoa* Stdgr. für eine atavistische (Stamm-) Form zu halten, und der Descendenztheoretiker hätte Recht.

Merkwürdige Aufschlüsse erteilt uns Fischer im III. und II. Kapitel des zweiten Teiles. Nach einer sehr bedenklichen Einleitung, wo von Aetherschwingungen, ultra-roten und ultra-violetten Strahlen die Rede ist, macht er die Entdeckung, dass sowohl abnorme Wärme wie abnorme Kälte die Reaktionsfähigkeit des Organismus auf äußere Reizursachen beeinträchtigt, ja dass eine excessive Wärme sehr bald „zum völligen Stillstande des Organismus führt“ (S. 31) und somit auch den Tod der Schmetterlingspuppen verursacht (wohl infolge von Gerinnung der Eiweißkörper). Was aber die Kälte anbelangt, so erzeugt sie keine neuen Farben und Zeichnungselemente, sondern hebt ihre Entwicklung auf, und der Falter erscheint in jenem Stadium der Flügelzeichnung, in welchem er gerade (durch Kälte) fixiert wurde. Manchmal ist die Kälte so groß, dass das Kolorit und die Zeichnung nicht einmal angelegt werden können; bringt man dann die Puppen in einen warmen Behälter, dann entwickeln sie sich (wofern sie nicht im Eiskasten zu Grunde gingen) zu Faltern, an deren Flügeln sich selbstredend nur der Einfluss der Wärme zeigen wird, z. B. bei *V. antiopa* ab. *epione* Fischer. (Vergl. die Versuche Merrifield's.)

Mehrere Einzelheiten, wie die Motivierung systematischer Aufstellung gezüchteter Formen damit, dass auch die Mittelform zwischen forma *levana* und *prorsa* (ab. *porima* O.) besonders benannt wurde, obwohl sie eine ganze Reihe von Formen mit den Haupttypen ver-

Ausdrucke wie „dunkle Flüssigkeit, die zwischen dem Faller und der Puppenhülle entsteht“ —, bekunden die große Unerfahrenheit des Verfassers und seine wissenschaftliche Inkompetenz. Nichtsdestoweniger scheint er mit seiner Arbeit recht zufrieden zu sein und ist augenscheinlich der Meinung, die Lepidopterologie habe erst durch seine experimentellen Untersuchungen mit dem Darwinismus Föhlung genommen: „Zum Schlusse darf ich wohl die Hoffnung hegen, durch meine Untersuchungen der Wissenschaft einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit der Descendenztheorie auch auf diesem Gebiete erbracht zu haben.“ Und nachdem er allen Entomologen ans Herz gelegt hat, die Formen auch unter sich, nicht bloß an sich zu betrachten, äußert er sich an einer gewissen Stelle des zweiten Teiles folgendermaßen: „Nach dieser aufgestellten Hypothese von der Rekapitulation der phyletischen Stadien in der Puppe, der Fixierung, d. h. mit anderen Worten des Stillstandes irgend eines derselben infolge eines zu geringen oder eines zu hohen Reizes durch Temperatur, auf den die Puppe eben nicht mehr zu reagieren vermag, lassen sich also alle, selbst die anscheinend widersprechendsten Erscheinungen, die sich bei meinen Experimenten . . . zeigten, in einer ganz einheitlichen, durchaus ungezwungenen und einfachen Weise erklären, und dies mag vielleicht für die Haltbarkeit dieser Hypothese sprechen; doch bilde ich mir ganz und gar nicht ein, das Richtige damit unbedingt getroffen zu haben, setzte sie aber dennoch hier auseinander und konnte mich selbst von der Gefahr, damit einen Irrtum zu publizieren, nicht abhalten lassen, denn wenn die Wissenschaft die Pflicht hat, die Wahrheit zu suchen, so wird sie auch das Recht haben Irrtümer zu begehen.“

Diese langatmige Epikrise bringt die Kritik zum Schweigen. Das Material, welches Standfuss und Fischer durch ihre Versuche erlangt haben, könnte besonders auf die Theoreme der kaleidoskopischen Umbildung, der Genepistase, des Undulationsgesetzes u. dgl. befruchtend wirken, wie sie z. B. Eimer in seinem importanten Werke über die Artbildung und Verwandtschaft bei *Papilio* anführt (S. 240, 60 u. a.) und erörtert.

Erfreulicher gestaltet sich das Ergebnis einer anderen, noch im verfloßenen Jahre erschienenen Arbeit, die bis jetzt wenig Berücksichtigung gefunden zu haben scheint. Ihr datenreicher Inhalt und schlichte, einen aufmerksamen und fleißigen Beobachter verratende Darstellungsweise sind aber geeignet, den Leser, zumal den Entomologen zu fesseln. Es ist die Schrift von

II.

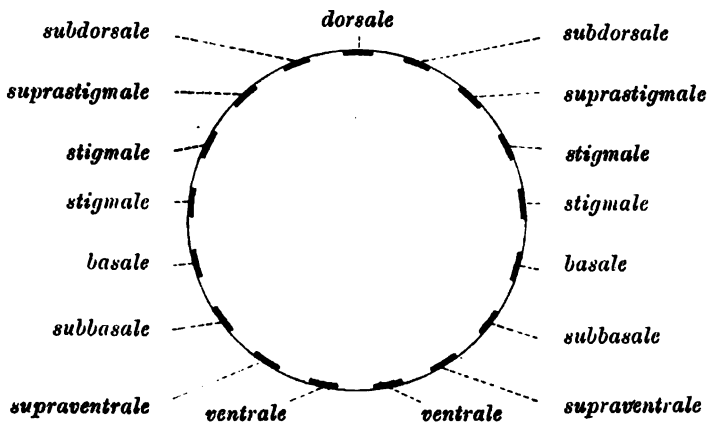
Christoph Schröder, Entwicklung der Raupenzeich-

nung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung. Berlin, R. Friedländer u. Sohn. 1894. 8°. 67; mit 1 Tafel.

Auch diesen Autor haben Weismann's und auch Poulton's Arbeiten zu seinen biologischen Studien bewogen¹⁾. Er teilt vollkommen die Ansicht Weismann's, dass die ontogenetische Entwicklung der phylogenetischen entspricht und dass neu erworbene Eigenschaften zuerst in den letzten Entwicklungsstadien, in diesem Falle erst nach der letzten Häutung der Raupe auftreten und dann je nach dem Grade ihrer Befestigung auch frühere Phasen der Metamorphose in Mitleidenschaft ziehen. Um genauer die Art zu bestimmen, in welcher sich die Raupenzeichnung entwickelt und wie sie auf die Beschaffenheit, insbesondere auf die Farbe der Umgebung reagiert, wurden 20 Spannerspecies aus dem Eie gezüchtet und das Aussehen der Raupen nach jeder Häutung ziemlich eingehend geschildert. Die Arten werden dabei nicht in systematischer Reihenfolge angeführt, sondern nach dem Entwicklungsgrade der Zeichnung gruppiert, von den ursprünglichsten Verhältnissen angefangen bis zu der größten Kompliziertheit der Zeichnungselemente. Die Raupen befanden sich in Glasgefäßen, die mit farbigen Papierrollen versehen waren, so dass die Haut der Tiere stets von gleichgefärbten Lichtstrahlen getroffen wurde, indem man ihnen auch ein in geeigneter Weise präpariertes Futter reichte, welches die einheitliche Färbung des Lichtes kaum stören konnte (z. B. Staubgefäße und Fruchtblätter von *Prunus spinosa*).

Betreffs der Raupenzeichnung herrschen verschiedene Ansichten. Die einen, wie Spuler und Haase, halten Makeln, beziehungsweise aus unregelmäßigen Makeln zusammengesetzte Ringe für die ursprüngliche Form der Zeichnung; die anderen hingegen, zu denen Eimer, Weismann, Schröder und auch der Referent gehört, betrachten die Längsstreifen als das ursprüngliche Element. Von dem letzteren Standpunkte aus lässt sich jede Raupenzeichnung auf ursprüngliche Längslinien zurückführen, — Querringe z. B. auf Linien, welche derart verbreitert sind, dass sie mit einander zusammenfließen, andererseits von der Grundfarbe bis auf schmälere oder breitere Ringe verdrängt, auf manchen Segmenten zum völligen Schwinden gebracht wurden. Behufs leichteren Verständnisses sei den Lesern mit folgendem Schema der Linien an einem idealen Raupentransversalschnitte gedient:

1) Unbekannt war ihm Eduard B. Poulton's letzte ausgezeichnete Arbeit über Experimente mit etioliertem Pflanzenfutter an Raupen. *Proceed. of the Royal Society*, Vol. LIV, 1894, p. 417.



Es gibt demnach wenigstens 17 (nach Schröder 16) typische Längslinien. Durch Verdoppelung kann diese Zahl noch erheblich steigen; bei *Ematurga atomaria* (L.)¹⁾ lassen sich z. B. 28 Linien nachweisen.

Die Frage, welche von allen diesen Linien die ursprünglichste, welche die jüngste ist, lässt sich kaum positiv beantworten; jedenfalls dürfte die Rückenlinie, die man theoretisch als paarig ansehen muss, die Seitenlinien und die Bauchlinie älter sein als die Zwischenlinien, ungeachtet der häufigen Präponderanz der letzteren in der Gesamtzeichnung. Nach Schröder entstand zuerst die Dorsallinie (erstes Stadium der Raupe des bekannten Spanners *Abraxas marginata* (L.), nachher die beiden Basallinien (erste Stadien von *Cabera pusaria* (L.) und *C. exanthemata* (Scop.), später (ob nicht umgekehrt?) die Stigmallinien (erstes Stadium von *Eupithecia abietaria* (Goeze) und zweites Stadium von *Eup. pusillata* (F.), zuletzt die Supraventrallinien (*Ematurga atomaria* (L.) und die Ventrallinie, wenn sie paarig angelegt ist.

Dass die Linien in mannigfaltigste Zeichnungen resultieren können, haben wir schon erwähnt. Während die eine Linie unverändert bleibt, können sich andere in Flecken auflösen oder durch Divergenz in Rautenzeichnung übergehen, wie sie von Rössler bei so vielen Aci-dalienraupen beschrieben wurde; oder aber treten die Linien paarweise zu breiten Bändern zusammen, was sich wiederum auf gewisse Körpergegenden beschränken kann, so dass auf den sonstigen Segmenten der helle Grund vorherrscht. So ist z. B. die Raupe der *Timandra amata* (L.) in ihrem jüngsten Stadium auf den Abdominalsegmenten mit dunkelroten Ringen versehen, während die eigentliche Grundfarbe weiß und gelb abgetönt ist. Interessant ist der Umstand, dass in der Thorakalgegend der ursprüngliche Verlauf der Linien stets erhalten bleibt.

1) Die Arten werden hier unter denselben Namen zitiert, derer sich auch der Verfasser in seiner Abhandlung bedient.

Schröder hatte die glückliche Idee, gerade Geometridenraupen zu Versuchsobjekten zu wählen. Obschon sich die Lepidopteren überhaupt als feinstes Reagens für biologische Versuche empfehlen¹⁾, so eignen sich dazu am besten die zarten Geometriden, namentlich die Arten der Gattung *Eupithecia* Curt., deren große Variabilität je nach den gereichten Pflanzen oder Pflanzenteilen den Systematikern bis jetzt große Schwierigkeiten bereitet und zu manchem Irrtume Anlass gegeben hat. Um ein Beispiel anzuführen, ist die Raupe der *Eup. digitalitaria* Dietze grün gefärbt, oder rötlich ohne Zeichnung, oder mit roter Zeichnung und Diagonalstreifung versehen, je nach der *Digitalis*-Art, an welche die Eier abgelegt wurden. Dabei leben diese Raupen entweder einzeln in zusammengesponnenen oder in offenen Blütenkelchen, des öfteren sitzen sie frei an Stengeln oder, wie ich es einmal beobachtet habe, an größeren Blättern. Noch auffallender variiert die Farbe bei der monophagen *Eup. veratraria* H-S., was unbekannt sein dürfte; diese schwarzen, glänzenden Räupchen leben gesellig an *Veratrum album*, wo sie sich in die Samenkapseln einfressen. Auch bei ihnen wird die Hautfarbe tiefer schwarz oder schmutzig grün, jenachdem die Raupen an der Fruchtkolbe sitzen oder tiefer in die fleischigen Teile hineindringen; füttert man sie bloß mit Blättern von *Veratrum*, dann verfärben sich manche Exemplare ganz auffallend grün.

Nicht alle Spannerauppen besitzen den gleichen Grad von Empfindlichkeit gegen Lichtreflexe und mimetischer Anpassungsfähigkeit. Die Raupe des Harlekins, *Abraxas grossulariata* (L.) verhielt sich bei den Schröder'schen Experimenten ganz passiv. Er schreibt diese Erscheinung ihrer Ungenießbarkeit zu; ihre abschreckende Färbung (schwarze und chromgelbe Flecke auf elfenbeinweißem Grunde) mache die Anpassung überflüssig. Die Umfärbungsprozesse, welche bei anderen Arten beobachtet wurden, bewegen sich immer im Rahmen des ontogenetischen, respektive des phylogenetischen Typus, dem der Organismus angehört. Er reagiert übrigens nur gegen solche Lichtreflexe, solche Farben, welche in der Natur auch wirklich vorkommen; bei absonderlich gefärbten Strahlen geht diese Fähigkeit bald zu Ende. Bei geeigneter Beleuchtung nimmt oft eine bereits erwachsene Raupe den Habitus eines jüngeren oder jüngsten Stadiums an. So kehren z. B. die Raupen der *Eup. satyrata* (Hb.) oder *E. oblongata* (Thunb.)²⁾ zu ihren phyletisch ältesten Stufen zurück, wobei die Intensität der Zeichnungselemente in auffallender Weise variiert. Bei der letztgenannten Art macht Schröder auch die Beobachtung, dass nicht alle Hautteile in gleichem Maße variabel sind; hier bleibe die Grundfarbe

1) Vergl. Ad. Seitz, Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jahrbücher v. Spengel, Bd. V, I. Teil, S. 283.

2) S. 53, Zeile 11 ist „Nr. 18“ anstatt B Nr. 28 zu setzen.

unverändert und die Verdüsterung der Pigmente im dunklen Behälter erfolge nur durch mächtige Ausbreitung dunkler Zeichnungspartien. Viel seltener erreicht die Umwandlung eine so frühe Entwicklungsstufe, dass sie in der Metamorphose der betreffenden Art nicht mehr rekaptuliert wird, (möglicherweise aber in gewissen Stadien der embryonalen Entwicklung vorübergehend zur Ausbildung kommt). Eine frisch geschlüpfte Raupe der *Eup. innotata* (Hufn.) ist gelblich grün abgetönt und entbehrt jeglicher Zeichnung. Bei den Versuchen variierte die Grundfarbe zwischen hellgrün und braunrot (in braunem oder schwarzem Behälter); in grüner Umgebung, gefüttert mit Schlehen, blieb sie in drei Exemplaren grün, in weißer Papierhülle wurden auch die Raupen (2 Stück) weiß, wobei die ganze Zeichnung, bis auf schwache, dorsalwärts angedeutete Winkelschatten verschwand.

Schwarze Färbung hält Schröder für phyletisch jüngste, gelbe und goldige für älteste; ob mit Recht, sei dahingestellt. Bei der *Acidalia trigeminata* (Haw.) und der *Eup. succentariata* (L.) wechselt vornehmlich nur die Intensität der Farbe, nicht die Qualität. *A. trigeminata* bringt bereits im jüngsten Stadium bräunliche, unbestimmte Anlagen der künftigen Zeichnung auf gelblich grünem Grunde zur Entfaltung. An der Zeichnung beider Species macht sich ein Wechsel im Sinne phyletisch älterer Stufen kaum bemerkbar. Im allgemeinen lässt sich sagen, dass die Grundfarbe leichter Umwandlungen unterliegt, indem sie für den Gesamteindruck, den die Raupe machen wird, entscheidend ist (verg!. oben *Eup. oblongata*!). Die Zeichnung teilt sich an der Anpassung nur insofern, als sie kräftiger vortritt oder obliteriert, wobei sie ihren schematischen Typus stets behält. Manchmal sieht man, wie sich die Zeichnung in allen Bestandteilen gleichzeitig aufhellt, wie bei *Emat. atomaria* (L.) oder bei *Cab. pusaria* (L.), bei der sich vier verschiedene Formen unterscheiden lassen. Manchmal verblasst sie nur in einigen Elementen untergeordneter Bedeutung, während die Hauptteile gar nicht alteriert werden, wie bei den erwähnten *Eup. satyrata* und *oblongata*, oder bei *Cidaria ferrugata* Clereke, wo die dunkle, schwärzliche Zeichnung der Dorsal- und Subdorsalgegend persistiert, lateralwärts aber verschwindet. *Acid. aversata* (L.) hat eine gelblich-grüne Raupe mit zwei Dorsallinien, breiten, mit Suprastigmallinien vereinigten Schatten, mit Stigmal-, Basal-, Subbasal-, Supraventral- und feiner doppelter Ventrallinie. Diese Art, wie die vorhergehende, und ebenso manche andere — *Tim. amata* (L.), *Eup. fraxinata* Crew., *satyrata* (Hb.) — bieten Beispiele, wie die Zeichnung je nach ihrer Farbe breiter oder schmaler (bei weißem Kolorit) wird. Bei dunklem Grunde verdunkelt sich auch die Zeichnung ziemlich rasch. Es wurde dies an mehreren Exemplaren der *Acid. aversata* in violetten und braunen Behältern beobachtet. In völliger Dunkelheit verdüsterte sich die Grundfarbe so stark, dass die

Zeichnung darin gänzlich aufging: sie wird unter solchen Umständen überflüssig, könnte man hinzusetzen.

Dass bei manchen im Dunklen lebenden Raupen die Zeichnung erhalten bleibt — ein Beispiel bietet die *Eup. abietaria*, welche sich in *Chermes*-Gallen an Coniferen einbohrt — sucht Schröder dadurch zu erklären, dass sie sich diese Lebensweise erst in jüngster Zeit angeeignet hat, — was jedenfalls etwas gezwungen klingt. Zieht man die große Empfindlichkeit dieser Insekten gegen Lichtstrahlen in Betracht (Eupithecierraupen an *Veratrum album*), so wird diese Deutung um so unwahrscheinlicher, als diese Raupe, laut gewissenhaften Angaben, die uns von verschiedenen Seiten vorliegen, bereits verlernt hat, spannerartig zu schreiten, dagegen nach Art der Tortriciden auch rücklings gehen kann. Sie ist hellgelblich braun, am Rücken mit braunem Anflug, an den Ringeinschnitten dunkler beschattet; die Zeichnung ist in braunen Tönen gehalten; die Rückenlinie wie die Bauchlinie schwach angedeutet und in parallele Striemen aufgelöst, Suprastigmallinie wenig entwickelt, dagegen die Stigmallinie doppelt und tief abgehoben. Der Grund variiert auch hier vom dunklen Schwarz bis ins Gelb. Eine andere auf Coniferen lebende Eupithecierraupe, die *Eup. pusillata* (F.), die aber frei die Nadeln benagt, variiert trotz der eintönigen Lebensweise nicht nur in der Abtönung der Farbe, sondern bleibt häufig auf ihrer jüngsten Entwicklungsstufe stehen. Die Raupe lässt sich nur schwer von den Nadeln der Nahrungspflanze (*Pinus abies*, *larix*, *Juniperus communis*) unterscheiden; sie ist gelblich und bräunlich gefärbt, mit einfacher schwacher Rückenlinie und kaum angedeuteten Basal- und Stigmallinien. Die Entstehung einer reicheren Linienzeichnung bei dieser Raupe schreibt Schröder dem Einflusse der schmalblättrigen Umgebung zu, welche dem Tiere nirgends größere Flächen darbietet; so mag diese Raupe früher an breitblättrigen Bäumen gelebt und erst in jüngster Zeit die Futterpflanze gewechselt haben; an ihr nunmehr nötig gewordenen, reich liniertes Kleid habe sie sich noch nicht hinreichend gewöhnt, so dass sich bei ihr Rückschläge noch häufig wiederholen. Es ist klar, dass auch diese kühne hypothetische Behauptung, wie überhaupt alle spekulativen Exkurse des Verfassers, nicht stichhaltig ist. Es wird namentlich die Beobachtung gemacht, dass die auf Bäumen und Sträuchern lebenden Geometridenraupen weniger die Hautfarbe und die Zeichnung wechseln, als Arten, welche an niedere Pflanzen gebunden sind. Letztere sind zum großen Teile polyphag, seien folglich gezwungen, sich verschiedenen geformten Blumenkronen, Staubfäden u. dgl. anzupassen. Dies sei für die Bewohner der Laubwälder nicht erforderlich; in ihrer phyletisch alten, grünen, der Länge nach gestreiften Kleidung, konnten sie sich ohne besondere Anpassungsfähigkeiten im Daseinskampfe erhalten. Es wird die Vermutung ausgesprochen, dass ein gelbes Milieu

auch diese Raupen nach und nach aufhellen könnte. Hieher gehören aber außer den Baumbewohnern (wie z. B. den Raupen der Gattung *Cabera* Tr.) auch Arten, die sich von niederen Pflanzen ernähren, wie *Ac. trigeminata* oder *Cid. ferrugata*, während sich im Gegenteil in der andern Gruppe manche Arten vorfinden, die nur in der Intensität der Zeichnung zu variieren vermögen, wie z. B. *Eup. absynthiata* (Clerck) und *castigata* (Hb.). Um diese Ausnahmen zu erklären, wird zu einer neuen hypothetischen Behauptung gegriffen, dass nämlich diese Arten erst vor kurzer Zeit auf ihre Futterpflanzen übersiedelten, daher im Wechseln des Habitus noch nicht die erforderliche Elastizität erwerben konnten. Was endlich jene Blütenbewohner betrifft, welche die Gewohnheit haben, an den Blättern der Pflanze auszuruhen und nur während der Fresszeit die Blumen aufzusuchen, so soll ihre Hautfarbe im Verhältnisse zu der Nahrung ebenfalls so alt sein, wodurch sich die Raupen stets gezwungen sehen, in ihrem neueren Milieu so kurz wie nur möglich zu verweilen.

Noch kläglicher fällt der Versuch aus, das Leben jener Raupen zu erklären, welche sich abwechselnd von Blättern und Blüten ernähren. Solche Unterschiede kann man des öfteren unter Nachkommen derselben Eiablage beobachten; nun soll diese ungleiche Anpassungsfähigkeit unter geschwisterlichen Raupen auf die ungleiche Verteilung elterlicher Anlagen zurückzuführen sein, so zwar, dass die eine Raupe mehr dem ♂ ähnelt, welches als Raupe z. B. bereits Blumen benagte, die andere mehr von dem ♀ geerbt hat, welches sich noch mit Blättern begnigte. Für die seltenen Fälle aber, wo die Raupe mutmaßlich von der Blütnahrung zu den Blättern zurückkehrte, wie die *Eup. fraxinata* Crewe, (deren systematische Stellung erst in den letzten Jahren durch den Berliner Züchter F. Thureau aufgeklärt wurde), muss wieder eine Befähigung zum Rückschlage angenommen werden, welche so ausgesprochen ist, dass man hier phyletische Stadien erhalten kann, wie sie sonst in der Entwicklung nicht mehr zum Ausdruck gebracht werden. Bei dieser Art ist der Trieb offenbar schon seit langer Zeit thätig. Bei anderen Formen, deren Zeichnung ebenfalls auf Rückschlag hindeutet, ist er neueren Datums. Nur so sei z. B. die eigentümlich entwickelte Zeichnung der frisch geschlüpften Raupe einer *Em. atomaria* zu erklären. Außerordentlich komplizierte Merkmale, welche bei ganz kleinen Raupen biologisch nutzlos und überflüssig sind, bleiben nur deshalb bestehen, weil der Rückschlag noch nicht weit genug zurückzugreifen vermag (!).

Die Art der Zeichnung ist nach Schröder von der Farbe (und Form) der Umgebung, also von der Art und Beleuchtung der Pflanze abhängig. Kleine Dendrometridonraupen sind zweckmäßiger Weise der Länge nach gestreift. Große Tiere können auch Querstreifen besitzen, weil hier durch die Größe des Körpers frühere Bedürfnisse auf-

gehoben, beziehungsweise modifiziert werden. Dabei ist die Farbe des Milieu nach Schröder's Ueberzeugung „als das allein Wirkende anzusehen“ (S. 63). In seiner einseitigen Auffassung geht er so weit, dass er den Einfluss anderer Umstände gänzlich in Abrede stellt. Demgemäß polemisiert er mit A. Speyer, welcher in seinen „Bemerkungen über den Einfluss des Nahrungswechsels auf morphologische Veränderungen“ (Stett. e. Zeit. 1883) auf den genannten Faktor hinweist, und mit O. Habich, in dessen Arbeit „Ueber den Einfluss des Futters auf die Färbung und Zeichnung der Raupen des Genus *Eupithecia*“ (Stett. e. Zeit. 1894) die Wirkung des frischen und trockenen Futters auf die Raupe erörtert wird. Nach Schröder wird die Farbe der Raupe nur deshalb umgewandelt, weil ja das vertrocknete Futter auch eine andere Farbe annimmt. Dass auch dieses Moment bei Beurteilung des Raupenkleides in Betracht zu ziehen ist, unterliegt keinem Zweifel.

Es darf nicht vergessen werden, dass bei den anderthalb tausend gezüchteten Raupen manche Stücke bei verschiedener Farbe der Behälter in völlig gleicher Weise variierten. Schröder gibt selbst zu, dass eigentlich nur die Verdunklung oder Aufhellung der Raupenhaut bedeutungsvoll ist. So liegt der Gedanke nahe, dass nicht die Farbe, sondern die Intensität der Beleuchtung dasjenige ist, was auf den Organismus umgestaltend wirkt. Dieser Schluss ergibt sich sogar unmittelbar aus Schröder's eigenen, gesperrt gedruckten Worten: Die Erhellung und Verschmälern der Zeichnung bis zum Verschwinden ganzer Teile derselben, die Annahme phyletisch älterer Zeichnungsformen entspricht völlig den helleren Tönen der Grundfarbe, wie umgekehrt eine Verdunklung und Verbreiterung ihrer Teile und das Auftreten phyletisch jüngerer Zeichnungsformen den dunkleren Tönen derselben.

Im Großen und Ganzen hat Schröder das Verdienst, nachgewiesen zu haben, „dass die Zeichnung, ein biologischer Schutz für ihren Träger, in ihrer Variabilität von der Farbe der Umgebung geleitet wird.“ (Schlussatz).

Formuliert man dieses Endergebnis in der von mir angedeuteten Weise, dann ist es unanfechtbar. Es ist aber auch recht bescheiden.

Wien, Januar 1895.

On the variation and distribution of the smooth snake (*Coronella austriaca* Laur.) in Sweden.

By Dr. Einar Lönnberg.

As it recently has been stated that the „smooth snake“ of Denmark is *Coluber longissimus* Laurenti or *C. Aesculapii*¹⁾ Lacepede

1) Georg Sarauw, „Haslingen, Æskulapslangen og Grönöglen“, Naturen og Mennesket, Copenhagen 1894, p. 258—274.

(von Linné) and that *Coronella austriaca* as yet has not been proved to be a Danish species of snake, it is of a certain interest to again have certified that the Swedish species of smooth snake really is *Coronella austriaca* Laur. But this is not the only reason why I have written these following short notes. In „the Zoologist“ of January 1894 the eminent herpetologist Boulenger published an interesting paper¹⁾ „on the variations of the smooth snake“ and this roused me to make a comparison of the material of this species kept in the Zoological Museum of the R. University of Upsala. Having made this comparison I have the opportunity to add a little to the knowledge of this highly varying form and to show that its variability here in Sweden, at the northern limit of its geographical range, is as great as anywhere else, where it is found.

The largest specimen in our collection in Upsala measures about 75 cm, and the smooth snake in Sweden rarely exceeds that length. This specimen however seems to have lost about one cm and a half of the tip of its tail.

The number of ventral and caudal shields is varying and the largest specimens have not always the greatest number of shields, as may be seen from the following table.

Spec. Nr. 1	from Upland	length 68 cm,	ventr.sh. 169,	caud.sh. 56
" " 2	" "	" 38 "	" 166,	" 64
" " 3	" "	" 55 "	" 172,	" 57
" " 4	" Östergötland	" 55 "	" 180,	" 36
(not complete)				
" " 5	" "	" 61 "	" 172,	" 51
" " 6	" Gotland	" 47 "	" 169,	" 54
" " 7	locality not known	" 53 "	" 172,	" 55
" " 8	from Vestergötland	" 75 "	" 170,	" not complete.

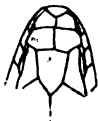
Thus the average number of ventral shields in these eight swedish specimens is 171,2 and the average number of pairs of subcaudal shields is 56,4²⁾. If we compare this result with Boulenger's in his above mentioned paper, we shall find that the average number of ventral shields is smaller in his seven english specimens than in ours as it is 165,7. The average number of pairs of subcaudal shields is however about the same in Boulenger's english specimens namely 55,5. The anal shield is always divided and sometimes as in specimen 4 even the shield preceding the anal shield is divided. But there are also other anomalies to be found with regard to the shields. For instance in specimen 2 the 3 foremost ventral shields are divided. The

1) l. c. p. 10—15.

2) I have not counted the number of subcaudals in the mutilated specimen, but instead the caudals of another specimen without head in which they are 58.

known limits of variation in number of ventral shields are 153—199 and of subcaudal shields 42—70 and thus the swedish specimens are intermediate forms in this respect.

The shape of the plates of the head is varying as well, and above all, the rostral has a different shape in different specimens. As Boulenger has stated, the var. *fitzingeri* is not only confined to Italy, but is found later in Portugal, Spain and Austria, and even in England. In Nr. 1, 3, 5 and 7 of the above mentioned specimens the upper portion of the rostral measures fully two thirds or more of its distance from the frontal. Thus these specimens come within the limits of the mentioned variety which at the same time gets reduced to merely an individual variety instead of its former rank as a geographical one. In the other specimens the upper portion of the rostral measures from one third to one half of its distance from the frontal. According to Boulenger on his specimens the character from the rostral is completely deprived of any correlative of any other, either in the lepidosis or in the coloration, and this is the case with the Upsala specimens too. The shape of the frontal is different as well, sometimes nearly triangular with the base forwards sometimes hexangular with anterior angle. Other plates are normal in number and shape in all 8 specimens.



Three figures showing different stages of development of the rostral plate in swedish specimens of the smooth snake.

The coloration is different however in different specimens. Six¹⁾ specimens are grayish brown with a double row of dark spots on the back, and a row of smaller similar spots on each side. Sometimes there is a lighter stripe on the back between both rows of spots. Often there is a dark stripe on each side of the head from nostril through eye, extending on the sides of the neck corresponding to the lateral row of spots. In specimen Nr. 8 this is obsolete and the lateral row of spots is reduced to a the faint dusky line. On the posterior part of the head there is a large blackish brown blotch corresponding to both dorsal rows of spots but not confluent with them. Forehead mottled with darker. Belly blackish, in the middle mottled with darker, towards the sides speckled with white and black. Four specimens are more distinctly brown, partly coppery. The lateral spots can not

1) For the comparison of the colour of different individuals I have two more mutilated specimens thus 10 in all.

be seen but as a dusky stripe on one of these specimens. The stripe on the sides of the head is quite clear in two specimens but is lacking in the other two. The dorsal spots are more conspicuous on the anterior part of the body in the four brown specimens, less so on the posterior. The dark blotch on the occiput is not much visible as such, but the coloration of the upper surface of the head is a little darker than that of the back. The belly is lighter than in the grayish specimens, anteriorly yellowish, less speckled, posteriorly more speckled with dark and white, partly cloudy, partly in tiny but distinct spots. One of these specimens is bright coppery towards the belly; and also has the lateral parts of the gastrosteges speckled with coppery and brick red. The palest specimen is that from Gotland; it is nearly fawn-coloured with a faint tint of brickred towards the belly. On the apex of nearly every scale of all specimens there is one or usually two well defined very small blackish spots.

The smooth snake is in Sweden found in nearly all provinces of the southern part, from Blekinge to Upland and Bohuslän. Thus it can be said that the smooth snake has about the same distribution in Sweden as the oaktree (*Quercus robur*). In Norway the smooth snake is mainly found round the fjord of Christiania, and along the south-coast, at Arendal, Chistiansand, Ekersund and Stavanger, but seldom in the interior of the country¹). The oak-flora also extends further north along the coast, which shows the connection of the smooth snake with the oak-flora. It thus seems quite natural that the smooth snake has entered the Scandinavian peninsula from the south at the same time as the oak-flora, and the with the same connected and upon it more or less depending fauna. It then entered on the broad land-bridge that in the first part of the postglacial time existed between South-Sweden and Germany by way of Denmark and the danish islands. The smooth snake is not found fossil in Sweden as in Denmark, but it has probably been contemporary with the following: *Cervus elaphus*, *C. capreolus*, *Bos bison*, *Felis catus*, *Meles taxus*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Myoxus avellanarius*, *Mustela putorius* and others.

Some of these animals have long been extinct in Sweden (*Bos bison*, *Felis catus*) or at least confined to the most southern part of the country as *Cervus elaphus*. The others have about the same distribution in Sweden as the oak, and the smooth snake, or possibly do they not reach fully so far north. Usually the river of Dalarne is regarded as the northern limit of the oak, but some individuals are scattered further north, in Gestrikland in suitable localities near the

1) That it has been found once or twice in the mountains of Dovre as high up as in the birchregion must be regarded as something accidental and anomalous.

rivers¹⁾), which to a certain degree temper the climate. The *Erinaceus* extends just as far north, as it is still found in southern Gestrikland but not further. The *Talpa* is recorded from Södermanland, south of the Mälar-lake and Nerike. The *Myoxus* has been found in Nerike of central Sweden and on Kolmården between Oestergötland and Södermanland. The *Meles taxus* is found as far north as Jemtland but it is common only in the oak-region, and its distribution has a certain connection with the same.

Among the birds it is of course more difficult to point out those which represent the oak-fauna. The most characteristic bird of the swedish oakregion is *Sitta europaea*. Probably *Purus coeruleus* is to be regarded as belonging to the oak-fauna, as well, and possibly *Phylloperneustes sibilatrix*. More uncertain is, whether *Picus viridis* and *Coracias garrula* can be counted among the oakbirds. *Lacerta agilis* is found in South Sweden and does not extend so far north as the oak, but it is however probably a member of the oakfauna and this is possible with some of the batrachians as *Hyla* and others which only are found in Scania.

Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für die Entstehung der Geschwülste.

Von Prof. Dr. G. Hauser.

Wie die Bakterien im Pflanzenreich die niederste Stufe einnehmen, so stellen bekanntlich die Protozoen die niedersten und einfachsten Formen des Tierreiches dar; gleich den Bakterien sind auch sie kleinste einzellige Wesen, ohne zellig gesonderte Organanlage, welche sich ebenfalls meistens durch einfache Teilung, auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen.

Die Stellung dieser niedersten Lebewesen war lange Zeit eine unsichere; während die bereits gegen Ende des 17. Jahrhunderts von Leeuwenhoek entdeckten Bakterien wegen ihrer Eigenbewegung bis in die 50 Jahre dieses Jahrhunderts für kleinste Tierchen gehalten und erst von Perty und Cohn mit Sicherheit als pflanzliche Gebilde erkannt wurden, sehen wir anderseits, dass die Tiernatur der für die Pathologie wahrscheinlich bedeutungsvollsten Gruppe der Protozoen, der Sporozoen, noch bis in die neuere Zeit manchen Autoren zweifelhaft erschien.

1) The most northern locality where I have found wild-growing oaktrees is at „Sju forsarne“ („seven falls“) of the Testebo-river near Ockelbo in Gestrikland. But planted the oak does well, even a good deal further north, as at Kilafors in Helsingland where quite large oaktrees can be seen on the yard at the old ironwork.

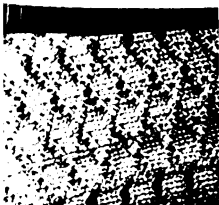
scheiden, die Rhizopoden, Infusorien und Sporozoen, zu welcher letzteren die Gregarinen, Psorospermien, Coccidien, Plasmodien und andere Gattungen gehören.

Schon vor langer Zeit waren Protozoen bei verschiedenen Krankheiten gefunden und zum Teil in ursächliche Beziehung zu denselben gestellt worden. So berichtet bereits 1836 R. Wagner [1] über das Vorkommen von Monaden bei Lippenkrebs und Donné [2] beobachtete 1837 im Scheidensekret syphilitischer Frauen *Trichomonas vaginalis*, von welchem er anfangs ätiologische Beziehungen zur Syphilis vermutete. Später wurden von Wedl [3] Monaden bei Geschwürsprozessen beschrieben und von Davaine [3a], Zunker [5], Hassel [4] und anderen wurden Protozoen in den Stühlen von Cholera- und Typhuskranken gefunden; Malmsten [6] beobachtete 1857 ein massenhaftes Auftreten von *Paramaecium coli* bei Lienterie und Lambl [7] fand 1859 sehr zahlreiche Amöben im Darminhalte eines an Enteritis verstorbenen Kindes.

Besonderes Aufsehen erregten aber die Untersuchungen Pasteur's [8] über die Pébrine der Seidenraupen, einer unter diesen Tieren epidemisch auftretenden, verheerenden Krankheit, welche damals die gesamte Seidenindustrie Frankreichs zu vernichten drohte.

Pasteur zeigte, dass diese Krankheit zweifellos durch kleinste Organismen, welche schon früher von Cornalia und Leydig entdeckt und von letzterem als Psorospermien erkannt worden waren, verursacht wird. Er konnte die Sporen dieses Parasiten, die sogenannten Cornalia'schen Körperchen, nicht allein in den erkrankten Raupen, sondern auch in den Schmetterlingen, welche aus von der Seuche befallenen Züchtereien stammten, und selbst in deren Eiern auffinden, wodurch die erbliche Uebertragung der Pébrine-Krankheit erwiesen war. Auf Grund dieses Erkenntnis wurde von Pasteur ein bestimmtes Züchtungsverfahren vorgeschlagen und in den Seidenzüchtereien eingeführt, nach welchem zur Aufzucht der Seidenraupen nur Eier von Schmetterlingen benutzt werden dürfen, in deren Leibern bei nachträglich vorgenommener mikroskopischer Untersuchung keine Cornalia'schen Körperchen nachzuweisen waren. Thatsächlich gelang es hiedurch die Pébrine-Krankheit, welche der französischen Seidenindustrie einen Schaden von beiläufig 1 Milliarde gebracht hatte, auf das Erfolgreichste zu bekämpfen.

Pasteur selbst ließ es freilich unentschieden, ob die der Pébrine zu Grunde liegenden Parasiten als pflanzliche oder tierische Organismen aufzufassen seien. Erst durch die späteren Untersuchungen Balbiani's [9] wurde in unanfechtbarer Weise festgestellt, dass diese Lebewesen, wie dies schon Leydig ausgesprochen hatte, thatsächlich zu den Protozoen gehören.



Obwohl nun durch diese und andere Beobachtungen die Möglichkeit, dass Protozoen in den tierischen Körper eindringen und auch als Krankheitserreger wirken können, zweifellos festgestellt war, so wurde doch das Interesse für diese tierischen Parasiten in ihrer Bedeutung als Krankheitserreger durch die berühmten Entdeckungen Pasteur's über die Bedeutung der pflanzlichen Mikroorganismen, insbesondere der Bakterien, für die verschiedenen Gärungsprozesse und die Fäulnis völlig in den Hintergrund gedrängt. Nachdem durch Pasteur der sichere Beweis erbracht worden war, dass diese für die ganze Biologie hochbedeutsamen Vorgänge direkt als eine physiologische Leistung dieser Mikroorganismen aufzufassen seien, erschienen auch die zahlreichen, bei den verschiedensten Krankheiten gemachten Bakterienbefunde in einem völlig neuen Lichte. Denn der Gedanke, dass Organismen, welche die tiefgreifendsten Zersetzungen der toten organischen Substanz, insbesondere auch des Eiweiß-Moleküls hervorzurufen und dabei eminent giftig wirkende Stoffe zu erzeugen vermögen, auch auf die lebende Zelle und die Säfte des lebenden Körpers schädigend und zersetzend und damit krankheitserregend einwirken könnten, war naheliegend und mehr als gerechtfertigt. Ausgehend von derartigen Ueberlegungen untersuchte Davaine den Milzbrand und konnte thatsächlich den experimentellen Beweis erbringen, dass diese Krankheit durch die schon lange vorher von Brauell und Pollender im Blute von Milzbrandtieren beobachteten Stäbchen, die Milzbrandbacillen, hervorgerufen wird. Und Lister, welcher die Richtigkeit der Pasteur'schen Lehren durch eigene Untersuchungen erkannt hatte und durchdrungen war von der Ueberzeugung, dass den Bakterien auch bei der Entstehung der Wundkrankheiten eine bedeutende Rolle zukommen müsse, begründete darauf seine bekannte Methode der antiseptischen Wundbehandlung, welche lediglich als eine logische Konsequenz der Pasteur'schen Entdeckungen betrachtet werden kann.

Das war der erste und gewaltigste praktische und segensreiche Erfolg, welchen die neue Lehre vom Contagium vivum, als deren geistigen Begründer wir Pasteur anerkennen müssen, aufzuweisen hatte, ein Triumph, wie ihn auch die moderne von Robert Koch begründete Bakteriologie bisher leider nicht zu verzeichnen hat.

Wenn gleichwohl nach den hochbedeutsamen Entdeckungen Pasteur's in der Entwicklung der Lehre vom Contagium vivum zunächst ein gewisser Stillstand, ja fast ein Rückschritt eintrat, so lag dies lediglich an dem Mangel exakter Forschungs-Methoden. Solche gefunden und eingeführt zu haben, ist bekanntlich das große Verdienst von Robert Koch.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass durch die Einführung der bekannten Koch'schen Untersuchungsmethoden die ätiologische Erforschung der Infektionskrankheiten erst in sichere Bahnen gelenkt

und damit die Erkenntnis von dem Wesen und den Ursachen der Infektionskrankheiten in ungeahnter Weise vertieft worden ist. Bei zahlreichen Krankheiten, wie z. B. den verschiedenen Wunden und dem Wundstarrkrampf, der Tuberkulose, der Lungenentzündung, der Diphtherie, dem Milzbrand und anderen gelang es, spezifische, nur bei den betreffenden Krankheiten zu beobachtende Mikroorganismen mit äußerst pathogenen Eigenschaften aufzufinden und in Reinkulturen zu züchten, durch Uebertragung solcher auf Tiere die Krankheiten wieder zu erzeugen und somit in unanfechtbarer Beweisführung die ätiologischen Beziehungen jener Mikroorganismen zu den erwähnten Krankheiten festzustellen.

Allein bei allen diesen Krankheiten konnten ausschließlich pflanzliche Parasiten, und zwar hauptsächlich Bakterien, als die Erreger derselben erkannt werden, gerade so wie auch für die wichtigen Vorgänge der Fäulnis und der verschiedenen Gärungen mittels der neuen Untersuchungsmethoden in Uebereinstimmung mit den Pasteur'schen Untersuchungen stets nur pflanzliche Mikroorganismen, niemals Protozoen gefunden wurden.

Bei den gewaltigen Fortschritten, welche die Erkenntnis der Infektionskrankheiten durch die moderne bakteriologische Forschung gemacht hatte, muss es jedoch als eine höchst auffällige Thatsache bezeichnet werden, dass gerade für die typischsten Infektionskrankheiten, welche schon seit alter Zeit als eminent ansteckende Seuchen erkannt worden waren, wie die Syphilis, die schwarzen Blattern und insbesondere die akuten Exantheme, wie Scharlach, Masern und andere ansteckende Krankheiten, auch mittels der Koch'schen Untersuchungsmethoden bis heute noch keine pflanzlichen Mikroorganismen als die sicheren Erreger dieser Krankheiten nachgewiesen werden konnten.

Es ist daher nicht zu verwundern, wenn schließlich eine Infektion durch pflanzliche Parasiten, insbesondere durch Bakterien, bei jenen Krankheiten überhaupt in Frage gestellt und von manchen Autoren die Vermutung ausgesprochen wurde, dass es sich hier um durch Protozoen hervorgerufene Krankheitsprozesse handeln könnte. Die Möglichkeit einer derartigen Auffassung konnte um so weniger bestritten werden, als von Laveran [10], Marchiafava und Celli [11] in dem Blute von Malaria-Kranken thatsächlich zweifelloose Protozoen aufgefunden worden waren, welche mit Sicherheit als die Erreger der Malaria betrachtet werden müssen. Denn nach den übereinstimmenden Angaben zahlreicher Autoren können diese durch einen sehr charakteristischen Entwicklungszyklus ausgezeichneten Parasiten nicht allein mit großer Konstanz bei allen Malaria-Kranken angetroffen werden, während sie im Blute Gesunder regelmäßig fehlen, sondern man hat auch durch Injektion von Blut Malaria-Kranker die Malaria auf Gesunde experimentell übertragen und dabei im Blute dieser wiederum

eine Vermehrung der erwähnten Parasiten, der sogenannten Malaria-Plasmodien, beobachtet.

Während alle früheren, bei verschiedenen Krankheiten des Menschen erhobenen Protozoen-Befunde als durchaus zufälliger Natur angesehen werden konnten und deren ätiologische Beziehung zu den betreffenden Krankheiten keineswegs erwiesen war, war durch die Entdeckung der Malaria-Plasmodien zum ersten Mal auch für die menschliche Pathologie der sichere Beweis erbracht worden, dass Protozoen eine typische Infektionskrankheit hervorzurufen vermögen.

Es kann nicht geleugnet werden, dass durch diese Thatsache im Verein mit der bereits erwähnten, dass nämlich gerade bei den typischsten Infektionskrankheiten trotz eifrigster Forschung keine spezifischen Bakterien oder Pilze gefunden werden konnten, das Interesse an den Protozoen als Krankheitserregern wieder wesentlich erhöht und hiedurch der Anstoß zu einer intensiveren Erforschung der Morphologie und Biologie dieser niedersten Tierformen gegeben wurde. Es hat sich daher in den letzten 10 Jahren eine reiche Protozoen-Litteratur entwickelt, wenn sich dieselbe auch nicht entfernt mit der immer mächtiger anschwellenden bakteriologischen Litteratur messen kann. Namentlich hat L. Pfeiffer [12] in Weimar mit unermüdlichem Eifer und durch zahlreiche Untersuchungen die Protozoen-Forschung zu fördern und das Interesse dafür zu beleben gesucht, wenn auch seine Behauptungen, zumal soweit sich dieselben auf die menschliche Pathologie beziehen, zum Teil als zweifellos irrig zurückzuweisen sind.

Bei Scharlach, Masern, Syphilis wurden Protozoen beschrieben; aber freilich konnte für diese Befunde ebensowenig wie für die bei diesen Krankheiten gefundenen Bakterien irgend ein zwingender Beweis für ihre ätiologische Bedeutung erbracht werden; ja es erscheint überhaupt zweifelhaft, ob die von den Autoren beschriebenen Gebilde wirklich als Protozoen zu deuten sind. Mehr Beachtung verdienen die von Pfeiffer [13] (Weimar) und Guarneri [14] bei Variola und den Impfflackern gefundenen Mikroorganismen, welche von diesen Autoren mit Bestimmtheit als die Erreger der genannten Krankheiten angesehen werden.

Wohl zweifellos können nach den neueren Untersuchungen, ganz in Uebereinstimmung mit den früheren Beobachtungen, schwere Formen der Dysenterie, wie sie namentlich in den wärmeren Ländern beobachtet werden, durch Protozoen-Infektion verursacht werden. Kartulis [15], Councilman [16], Pasquale und Kruse [17], Lutz [18] und andere konnten nicht allein in den Stühlen Dysenterie-Kranker eine bestimmte Amöbenart nachweisen, sondern fanden sie auch sehr zahlreich im Darne an Dysenterie Verstorbenen. Die Amöben finden

sich hier nicht allein im Darminhalt, sondern dringen auch in die Darmsehleimhaut, ja selbst in tiefere Schichten des Gewebes ein, wo sie sich massenhaft vermehren und durch Nekrose des Gewebes scheinbar zu umfangreichen Geschwürsbildungen führen können. Ja selbst in den an Dysenterie sich gelegentlich anschließenden Leberabszessen wurden große Mengen der Amöben gefunden, und durch Verfütterung amöbenhaltigen Stuhles lässt sich bei Katzen eine schnell tödlich verlaufende Dysenterie erzeugen.

Ferner wurden durch die neueren Untersuchungen Protozoen als sehr häufig bei Tieren vorkommende Parasiten erkannt, bei welchen sie teils als scheinbar harmlose Schmarotzer auftreten, teils aber zweifellos schwere Erkrankungen verursachen können. So wurden im Blute von Vögeln und Amphibien den Malaria-Plasmodien ähnliche Protozoen gefunden. Bei Würmern, Insekten, Fischen, Vögeln und Säugetieren liegen zahlreiche Befunde über Coccidien vor, welche namentlich als Zellschmarotzer in die Epithelien der Haut, der Schleimhäute und der Drüsen und in die Muskelfibrillen eindringen, durch ihre Wucherungen die Körperzellen förmlich verdrängen und substituieren, tiefgreifende Veränderungen und Zerstörungen der Gewebe und schwere Krankheitserscheinungen hervorrufen sollen.

Hier möchte ich als Beispiel vor allem nochmals die von Balbiani als zweifelloose Coccidien-Infektion erkannte Pébrine der Seidenraupen anführen, welche auch noch von L. Pfeiffer [20] (Weimar) einem eingehenden Studium unterworfen worden ist, wobei dieser Autor die Untersuchungen Balbiani's vollauf bestätigen konnte.

Von hervorragendem Interesse aber sind diejenigen Coccidieninfektionen, welche in ähnlicher Weise wie beim Epithelioma contagiosum des Menschen auch bei Tieren bestimmte Gewebswucherungen veranlassen und so zur Entwicklung sehr merkwürdiger geschwulstähnlicher Neubildungen führen.

L. Pfeiffer [21] (Weimar) berichtet größtenteils auf Grund eigener Untersuchungen über eine Anzahl derartiger Protozoen-Infektionen bei Tieren, wie z. B. über die Sarkosporidien-Infektionen bei Schweinen, Pferden und Schafen, durch welche Geschwülste in den Muskeln und an der Pleura erzeugt werden sollen; ferner soll die Myxosporidien-Infektion bei Fischen Entwicklung von Geschwülsten mit krebisähnlichem Bau in den Muskeln bedingen.

Jedoch diese wie auch andere von Pfeiffer beobachtete derartige zur Geschwulstentwicklung führenden Protozoen-Infektionen bedürfen entschieden vorerst noch einer gründlichen Nachprüfung von anderer Seite, bevor dieselben als feststehende Thatsachen betrachtet werden können.

Dagegen bietet die Coccidienkrankheit der Kaninchen ein ausge-

zeichnetes und über allen Zweifel erhabenes Beispiel einer Protozoeninfektion, welche zur Entwicklung höchst auffälliger Geschwülste in der Leber führt. Denn das *Coccidium oviforme* Leuckart ist ein durch seine Morphologie und seine Entwicklung so auffallend charakterisierter Parasit, dass es gänzlich ausgeschlossen erscheint, denselben mit Gewebszellen des Wirtes zu verwechseln, eine Möglichkeit, welche leider das Studium der Protozoeninfektionen im Allgemeinen so außerordentlich erschwert. Wir finden das *Coccidium oviforme*, welches ein ausschließlicher Epithelschmarotzer ist, nicht allein im Darm der Kaninchen, sondern vor allem auch in den größeren Gallengängen der Leber, wo die Jugendformen massenhaft in die Zylinderepithelien eindringen und dort bis zu ihrer Reife verbleiben. Ihre Invasion bedingt häufig sehr zahlreiche, reich dendritisch verzweigte papillomatöse Wucherungen der Gallengangswandung, wodurch schließlich unter umschriebener Erweiterung der Gallengänge bis haselnussgroße cystische Geschwülste entstehen, deren Wand so dicht mit jenen weichen papillomatösen Wucherungen besetzt ist, dass ihr Lumen von denselben fast völlig ausgefüllt erscheint und die oft in ungeheurer Menge in der Leber vorkommenden markig aussehenden Geschwülste vollkommen den Eindruck sehr weicher Knoten eines Medullarkrebses oder eines weichen Sarkoms machen können. Häufig findet man in dem Lumen dieser sogenannten Coccidien- oder Psorospermien-Knoten große Mengen von Coccidien in verschiedenen Entwicklungsstadien, namentlich reife und encystierte von einer Chitinkapsel umgebene Formen, welche eine so große Ähnlichkeit mit Wurmeiern haben, dass sie eine Zeit lang wirklich für solche gehalten wurden. Wie sehr diese Coccidien-Geschwülste der Kaninchenleber medullaren Krebsknoten gleichen, kann man daraus ersehen, dass dieselben von Hake [22], welcher sie zum ersten Male genauer untersuchte, thatsächlich als Krebsgeschwülste beschrieben worden waren.

Auch beim Menschen wurde das *Coccidium oviforme* schon mehrmals beobachtet. Der interessanteste Fall ist der schon 1858 von Gubler [23] unter dem Titel: Tumeurs du foie déterminées par des oeufs d'helminthe et comparables à des galles observées chez l'homme in den Mém. de la Soc. de Biologie beschriebene. Hier fanden sich in der Substanz der stark vergrößerten Leber zerstreut einige 20 kastanien- bis eigroße Geschwülste von krebstartigem Aussehen; eine derselben, welche schon intra vitam durch die Bauchdecken zu fühlen war, hatte den enormen Durchmesser von 12—15 cm. Im Innern enthielten die nach außen abgekapselten Geschwülste eine dicke eiterartige Flüssigkeit von graubrauner, hier und da auch rötlicher Färbung, in der außer mehr oder minder veränderten Epithelzellen und Blutkörperchen bei mikroskopischer Untersuchung eine Unsumme eierartiger Körperchen erkannt wurden, welche an dem einen spitzeren Ende der

Schale eine kleine Abplattung, wie ein Deckelchen oder eine Mikropyle hatten.

In vielen Fällen hielt Gubler diese Gebilde für *Distomum*-Eier; doch geht nach dem Urtheile von Leuckart aus dieser Beschreibung und den sehr guten Abbildungen Gubler's mit Bestimmtheit hervor, dass es sich nicht um solche, sondern nur um das *Coccidium oviforme* handeln konnte.

Auch Dressler [25] in Prag konnte in der Leber einer menschlichen Leiche 3 hirsekorn- bis erbsengroße Knoten finden, welche *Coccidium oviforme* enthielten. Ferner berichtet Leuckart [26] über ein ihm von Perl's im Jahre 1879 zugeschicktes mikroskopisches Präparat einer menschlichen Leber, welches von Prof. Sattler in Wien einst bei Gelegenheit eines mikroskopischen Kurses angefertigt worden war; in demselben fand sich der Durchschnitt eines stark erweiterten Gallenganges mit stark gewuchertem Epithel, welcher Coccidien enthielt; und endlich erwähnt Leuckart noch ein aus der dem Gießener pathologischen Institut einverleibten v. Sömmering'schen Sammlung stammendes Leberpräparat mit Alteration der Gallengänge, in welchem er ebenfalls *Coccidium oviforme* nachzuweisen vermochte.

Diese Beobachtung, dass das *Coccidium oviforme* beim Kaninchen und in seltenen Fällen offenbar auch beim Menschen geschwulstähnliche Gewebswucherungen verursachen kann, ist gewiss von hohem allgemeinen Interesse für die Beurteilung der geschwulstförmigen Gewebsneubildungen überhaupt.

Denn gerade die Aetiologie der Geschwülste im engeren Sinne, der sogenannten Gewächse, ist bis auf den heutigen Tag noch eines der dunkelsten Kapitel der allgemeinen Pathologie. Trotz der verschiedenen, zum Teil ja sehr geistreichen Hypothesen über die Entstehung der Geschwülste fehlt es uns doch an einer sicheren Erklärung für das Zustandekommen eines Krebses, einer Fettgeschwulst oder irgend einer anderen der so mannigfaltigen Geschwulstformen; während bei so vielen Krankheiten, namentlich den Infektionskrankheiten, unsere Anschauungen über deren Aetiologie auf der Erkenntnis von Thatsachen begründet sind, sind wir in der Erkenntnis der Geschwülste trotz aller Bemühungen über eine hypothetische Grundlage nicht hinausgekommen.

Dieser Mangel an wirklichem Wissen muss aber gerade hier um so schmerzlicher empfunden werden, als den Geschwülsten nicht allein ein ungewöhnliches theoretisches Interesse zukommt, sondern dieselben bei ihrem häufigen Vorkommen und bei der sie oft auszeichnenden Bösartigkeit auch eine außerordentliche pathologische Bedeutung besitzen, welche um so höher ist, als der Arzt der sich entwickelnden Geschwulst nur allzu oft mit absoluter Ohnmacht gegenübersteht.

Bei dem gewaltigen Aufschwung, welchen die ätiologische Forschung in neuerer Zeit genommen hat, ist es daher nicht zu verwundern, wenn das Bedürfnis, das Geheimnis der Aetiologie der Geschwülste aufzudecken, lebhafter als je empfunden wurde und schließlich wieder mit in den Vordergrund des medizinischen Interesses getreten ist. Und da durch die Fortschritte in den ätiologischen Untersuchungsmethoden manche Krankheiten, deren Natur bis dahin als fraglich erschien, als zweifellose Infektionskrankheiten, hervorgerufen durch ein lebendiges Virus, erkannt worden waren, so war es angesichts der Thatsache, dass bei typischen Infektionskrankheiten, wie z. B. bei der Tuberkulose, der Aktinomykose, namentlich aber auch der Coccidienkrankheit der Kaninchen, geschwulstähnliche Neubildungen sich entwickeln können, wohl begreiflich, wenn viele Autoren auch für die Geschwülste im engern Sinne, den Krebs, das Sarkom, die typischen Bindegewebsgeschwülste u. s. w. eine parasitäre Grundlage vermuteten.

Zunächst waren es selbstverständlich Bakterien, nach welchen man fahndete, und es dauerte gar nicht lange, so hatte auch S ch e u e r l e n [27] bereits einen Krebsbacillus gefunden; aber freilich entpuppte sich dieser sehr bald, trotz des Enthusiasmus und des über seine Entdeckung sogleich entbrannten Prioritätsstreites, als ein ganz gewöhnlicher und harmloser Kartoffelbacillus, welcher gelegentlich auch auf der Haut als harmloser Bewohner beobachtet wird. Alle weiteren Bemühungen für die Geschwülste, insbesondere die bösartigen Carcinome und Sarkome, Bakterien oder überhaupt pflanzliche Mikroorganismen als Infektionserreger aufzufinden, blieben völlig fruchtlos, so dass die Hoffnung, durch bakteriologische Forschung das große Rätsel zu lösen, wohl allgemein als aussichtslos erkannt wurde. Dagegen wandte man sich nunmehr mit um so größerem Eifer dem Forschen nach Protozoen zu, zumal ja die Erzeugung wenigstens äußerlich krebsähnlicher Geschwülste durch das *Coccidium oviforme* erwiesen war.

Zuerst berichtete Thoma [28] im Jahre 1889 über eigentümliche Zelleinschlüsse in Carcinomen des Magens, des Darms und der Mamma, welche er als Coccidien deutet. Dieselben bestehen nach seiner Beschreibung aus Protoplasma und Kern, zuweilen ist auch ein deutliches Kernkörperchen wahrnehmbar; ihre Gestalt ist unregelmäßig rundlich, noch häufiger oval, zuweilen wetzstein- oder navizellenförmig. Die im Allgemeinen stark lichtbrechenden Gebilde, welche sich mit verschiedenen Färbungsmitteln, wie Karmin, Hämatoxylin, Eosin u. s. w. tingieren lassen, lagen stets in Vakuolen degenerierter Krebszellen eingeschlossen. Auch noch andere Formen hat Thoma in den Krebszellen beobachtet, namentlich zuweilen feinkörnige oder homogene Kugeln von starker Lichtbrechung, die sich nicht mit kernfärbenden Mitteln tingieren lassen, aber rundliche oder durch gegenseitigen Druck etwas abgeplattete, kernähnliche Bildungen in größerer Anzahl ein-

schließen. Thoma meint, dass es sich hier vielleicht um eingekapselte Coccidien handeln könnte, doch lässt er diese Frage, ebenso wie diejenige über die Bedeutung aller der von ihm beschriebenen Gebilde für die Krebsentwicklung unentschieden.

Kurz darauf haben dann Darier [29] und Wickham [30] bei der Paget'schen Krankheit, einem in Carcinom ausartenden chronischen Ekzem der Brustwarze, Zelleinschlüsse beschrieben, welche sowohl von diesen Autoren als auch von Malassez [31] für Psorospermien gehalten und von Darier und Wickham als die Erreger jener merkwürdigen Erkrankung angesehen werden. Auch Nils-Sjöbring [32] fand in Carcinomen der Mamma, der Leber und der Prostata Zelleinschlüsse, welche er als Mikrosporidien deutet und aus deren verschiedenen Formen er einen vollkommenen Entwicklungszyklus eines typischen Sporozoons heraus konstruiert.

Auf alle die außerordentlich zahlreichen Befunde über Zelleinschlüsse bei Geschwülsten, insbesondere bei Carcinomen und Sarkomen, welche nunmehr in rascher Aufeinanderfolge in den letzten 4 Jahren veröffentlicht wurden und sich bald zu einer umfangreichen Litteratur anhäufte, näher einzugehen, kann jedoch hier um so weniger meine Aufgabe sein, als bis heute noch keineswegs eine Einigung in der Deutung dieser sehr mannigfaltigen Gebilde unter den Autoren erzielt werden konnte.

Während Thoma, Nils-Sjöbring, Darier, Malassez, Steinhilber [33], Soudakewitsch [34], Metschnikoff [35], Podwysoczki und Sawtschenko [36], Foà [37], Ruffer und Walker [38], Korotneff [39] und andere mit großer Bestimmtheit an der parasitären Natur dieser Zelleinschlüsse festhalten und dieselben mit Sicherheit in ätiologischer Beziehung zur Carcinom- bzw. Sarkom-Entwicklung bringen, werden dieselben von anderen Autoren, wie von Borrel [40], Neisser [41], Ströbe [42], Cornil [43], Nöggerath [44], Hansemann [45], Ziegler [46], Marchand [47] und anderen überhaupt nicht als Parasiten anerkannt, sondern als eigentümliche Formen von Zelldegeneration aufgefasst.

Nur die ebenso sonderbaren als originellen Behauptungen L. Pfeiffer's [48] und Adamkiewicz's [49] möchte ich noch erwähnen, weil dieselben von den Anschauungen der übrigen Anhänger der parasitären Theorie des Krebses wesentlich abweichen.

L. Pfeiffer sucht nämlich den Beweis zu erbringen, dass die Krebszellen selbst, welche von den Pathologen irrthümlicher Weise als Abkömmlinge der Körperzellen betrachtet worden wären, die Parasiten seien. Wohl meint er, dass sich dieselben wegen ihrer außerordentlichen Ähnlichkeit mit den Epithelien des Wirtes von diesen in der primären Geschwulst nicht unterscheiden ließen; um so sicherer aber wären sie in den Muskelmetastasen zu erkennen, wo die Parasiten

in die morphologisch natürlich durchaus anders gestalteten Muskelfasern eindringen; hier sollten dann Bilder zu stande kommen, wie sie bei gewissen Sarko- und Myxosporidien-Infektionen der Tiere beobachtet werden.

Adamkiewicz vertritt im Allgemeinen ganz die gleiche Auffassung; er gelangte jedoch zu derselben weniger durch eingehende morphologische Studien, als vielmehr auf Grund theoretischer Ueberlegungen über das völlig abweichende biologische Verhalten der Krebszellen von den normalen Zellen des Körpers. Auch glaubte Adamkiewicz seine Ansicht durch Experimente stützen zu können, indem er nach Uebertragung von Krebsgewebe in das Gehirn von Kaninchen an diesen schnell zum Tode führende Vergiftungserscheinungen beobachtete. Diese Giftwirkung, schloss er, müsse offenbar auf ein von einem Parasiten erzeugtes Toxin zurückgeführt werden; dieser Parasit könne aber nur die epitheliale Krebszelle selbst sein. Darauf hin hat Adamkiewicz bekanntlich sogar eine dem Koch'schen Tuberkulinverfahren analoge Behandlung des Krebses sich erdacht. Er stellte sich ein wässeriges Extrakt aus Krebsgewebe her, das Cancroin, durch dessen Injektion die Kaninchen gegen sonst tödtliche Dosen des Krebsgiftes immunisiert werden sollen. Injizierte Adamkiewicz solches Cancroin, welches nach seiner Ansicht vielleicht mit dem Neurin identisch ist, Krebskranken, so beobachtete er, ähnlich wie nach Tuberkulininjektionen etwa an einem Lupus, eine Reaktion des Krebses; es trat Rötung und Schwellung der Krebsgeschwulst ein, und nach weiteren Injektionen folgten deutliche Rückbildungsprozesse, indem der krebsige Tumor weicher wurde und sich verkleinerte. Eine wirkliche Heilung des Krebses konnte Adamkiewicz mit seiner Methode freilich nicht erzielen, doch ist er fest überzeugt in derselben das richtige Prinzip einer erfolgreichen Behandlung des Krebses gefunden zu haben.

Dagegen will Emmerich [50] erst kürzlich durch Injektion von Serum von Schafen, welche er zuvor gegen Erysipelkokken immunisiert hatte, eine wirkliche Heilung von Krebsfällen gesehen haben; die Erklärung für die vermeintliche Rückbildung der Krebsgeschwulst in diesen Fällen glaubt auch Emmerich auf die Vernichtung der Krebsparasiten durch das injizierte Serum zurückführen zu müssen. Leider konnten die Beobachtungen Emmerich's ebensowenig wie die von Adamkiewicz von Seiten anderer zuverlässiger und objektiver Beobachter irgend welche Bestätigung erfahren. (Schluss folgt.)

Ueber die vertikale Verteilung limnetischer Crustaceen, insbesondere über diejenige von *Cyclops oithonoides*.

Von Dr. Otto Zacharias in Plön.

Im Anschluss an den Aufsatz des Herrn Prof. E. A. Birge (conf. Nr. 9 des „Biol. Centralbl.“ vom 1. Mai 1895) möchte ich mir gestatten, einige Mit-

teilungen zu machen, welche dieselbe Frage der Kruster-Verteilung in den verschiedenen Wasserschichten eines größeren Süßwasserbeckens betreffen. Als Beobachtungsobjekt wählte ich den leicht kenntlichen und im Plankton des Gr. Plöner Sees häufig vorkommenden *Cycl. oithonoides*.

Die Ermittlung von dessen Vertikalverbreitung geschah durch sogenannte „Stufenfänge“, die an einer und derselben Stelle im See (über einer Tiefe von 40 m) gemacht wurden.

Eine sorgfältig vorgenommene Zählung der auf solche Weise erbeuteten *Cyclops*-Individuen ergab für 3 abgestufte Fänge folgendes Resultat:

14. August 1894.

Aus einer Tiefe von:	Für den ganzen Fang:	Unter 1 qm See- fläche:	Die Wasser- temperatur war 16,5° C.
10 m	840	131880	
20 m	1350	211950	
40 m	1620	254340	

Durch Subtraktion des ersten Stufenfanges vom zweiten (1350—840) ergibt sich nun sofort, dass in der gleich hohen Wasserschicht zwischen 10 und 20 m nur 510 Stück *Cyclops* enthalten gewesen sind. Auf dieselbe Weise ermitteln wir, dass die darauf folgende Schicht zwischen 20 und 40 m noch weniger von diesen Cyclopen beherbergt hat, als die beiden oberen, nämlich $\frac{1020-1350}{2} = 135$.

Die Division mit 2 muss deshalb stattfinden, weil die bloße Subtraktion in diesem Falle ein Ergebnis liefert, welches sich auf die doppelte Fangstrecke (20 m) bezieht. Erst durch Halbierung desselben erhalten wir also eine Ziffer, die mit den obigen Angaben direkt vergleichbar ist. Setzen wir nun eben diese Ziffer = 1, so ergibt sich für die nächst höhere Schicht zwischen 20 und 10 m ein nahezu 4 Mal so großer Gehalt an Cyclopen und für die oberste Schicht (10 m bis zur Oberfläche) eine etwa 6 Mal größere Anzahl von diesen Krebsen als in den größeren Tiefen. Mithin sind dieselben nahe dem Wasserspiegel am dichtesten zusammengeschuert, und zwar befindet sich, wie das Verhältnis $\frac{840}{1620}$ zeigt, etwa die Hälfte aller überhaupt in der 40 m hohen Wassersäule enthaltenen Cyclopen (also 50% derselben) in der obersten nur bis zu 10 m hinabgehenden Schicht.

Prof. Birge fand in dem bloß 25 m tiefen Mendota-See (Wisc., Nordamerika) 90% aller limnetischen Krebse innerhalb der oberen 10 m, so dass dieselben in den größeren Tiefen (von 12 m ab) so gut wie vollständig fehlten — „below 10 meters there were practically no crustacea“. Es ist somit als eine Tatsache von allgemeiner Gültigkeit anzusehen, dass die planktonischen Kruster die oberflächlichen Wasserschichten bevorzugen, und dies scheint wieder damit zusammenzuhängen, dass nahe der Oberfläche auch die schwebende Algenflora am üppigsten gedeiht, von welcher sich — wie ich nachgewiesen habe — die Copepoden und Cladoceren vorzugsweise ernähren. Hinsichtlich der vertikalen Verbreitung von *Hyalodaphnia kahlbergensis* fand ich die Angabe von E. A. Birge (von wegen der 90%) überraschend genau bestätigt, wie aus folgenden Zahlen zu entnehmen ist. Ein Fang aus 40 m (vom 14. Aug. 1894) lieferte 660 Stück von jener planktonischen Cladocere; ein zweiter aus bloß 10 m ergab 540. Mithin waren $\frac{2}{11}$ aller an jenem Tage im Gr. Plöner See

vorhandenen Hyalodaphnien in der oberen Wasserschicht versammelt, was mit den Birge'schen Beobachtungen vollkommen übereinstimmt.

Am 31. August 1894 machte ich aber die Wahrnehmung, dass *Cyclops oithonoides* gelegentlich auch andere Verhältnisse der Vertikalverbreitung aufweisen kann, als aus dem Obigen sich ergibt. Die nach einander ausgeführten Stufenfänge hatten nämlich am genannten Tage folgendes Resultat:

31. August 1894.

Aus einer Tiefe von:	Für den ganzen Fang:	Unter 1 qm See- fläche:
10 m	690	108330
20 m	2190	343830
40 m	3510	551070

Aus diesen Zahlen geht in unwidersprechlicher Weise hervor, dass oberhalb 10 m und unterhalb 20 m im Mittel nur 645 Individuen von *Cyclops oithonoides* vorhanden waren, wogegen in der Schicht zwischen 10 und 20 m 1500 Stück (also etwa 2,3 Mal soviel) auftraten. Aus dem Zahlenverhältnis $\frac{3510}{690}$ ergibt

sich außerdem, dass am 31. August nur der 5. Teil aller in der durchfischten Wassersäule enthaltenen *Cyclops*-Exemplare die oberen 10 m bevölkerte, also nur 20% der Gesamtzahl gegen 50% am 14. August.

Dass sich bei zunehmender Abkühlung des Wassers die vertikale Krusterverteilung dauernd ändert, konnte ich sowohl für *Hyalodaphnia* als auch für *Cyclops oithonoides* am 16. September 1894 feststellen. An diesem Tage waren in der 10 m-Schicht 800 Hyalodaphnien gegenwärtig; in jeder darauf folgenden (gleich hohen) Schicht aber durchschnittlich nur 630. Für *Cyclops oithonoides* ergaben sich als entsprechende Zahlen: 5500 und 4367 (4366,6).

Diese Ermittlungen besagen also, dass die vertikale Verteilung gegen den Herbst hin eine gleichförmigere wird und dass dann die tiefer liegenden Wasserschichten annähernd dieselbe Bevölkerungsichtigkeit in Betreff der limnetischen Crustaceen besitzen, wie die oberen. Eine Erklärung hierfür finde ich in dem Umstande, dass bei fortschreitender Abkühlung des Sees die planktonische Mikroflora abstirbt und dabei gleichzeitig ihre Schwebfähigkeit einbüßt. In Folge dessen sinken zahllose Millionen dieser kleinen Pflanzenwesen auf den Grund hinab. Es entsteht hierdurch ein fast ununterbrochener Strom von kleinen Nahrungsteilchen, der von der Oberfläche in die tiefer liegenden Wasserschichten reichlich (und wochenlang) herabrieselt, so dass nunmehr in allen Regionen der Tiefe geeignete Nahrung gefunden werden kann. Dies erklärt, meiner Ansicht nach, die zur selbigen Jahreszeit eintretende Gleichförmigkeit in der vertikalen Verteilung der Kruster sehr befriedigend, wie auch durch die korrespondierenden Untersuchungen von Prof. Birge im Mendota-See erhärtet zu werden scheint. —

Ein tägliches Auf- und Absteigen der Crustaceen (wie es in den alpinen Wasserbecken beobachtet werden kann) vermochte ich am Großen Plöner See ebensowenig zu konstatieren¹⁾, wie der amerikanische Forscher am Lake Mendota.

1) Vergl. „Forschungsberichte aus der Biolog. Station zu Plön“, III. Teil, 1895, S. 126 u. ff. Verlag von R. Friedländer & Sohn, Berlin.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Oktober 1895.

Nr. 19.

Inhalt: Carl Ludwig †. — Hauser, Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für die Entstehung der Geschwülste (Schluss). — Haacke, Der Beweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften. — Imhof, Summarische Beiträge zur Kenntnis der *Aquatilia invertebrata* der Schweiz. — Ganglbauer, Die Käfer von Mitteleuropa.

Carl Ludwig †.

Selten hat eine Zeit Deutschland mit einer größeren Zahl hervorragender Söhne beschenkt, als der Anfang des nun zur Neige gehenden Jahrhunderts. In dieser Epoche harter politischer und wirtschaftlicher Bedrängnis entstand ein Geschlecht, welches furchtlos und ausdauernd, das zu verwirklichen bestimmt war, was die Väter erhofft hatten: Die nationale Wiedergeburt Deutschlands und seine Entmündigung von fremdem Einfluss in politischer, wissenschaftlicher und wirtschaftlicher Beziehung. Jetzt, gegen Ende des Jahrhunderts, sind die meisten dieser Helden dem unerbittlichen Tode verfallen und nur wenige von ihnen ragen noch wie Säulen empor. Aus dieser Schaar von Vorkämpfern ist nunmehr auch C. Ludwig hinweggenommen worden.

Carl Friedrich Wilhelm Ludwig wurde am 29. Dez. 1816 zu Witzenhausen in Hessen geboren. Sein Vater, früher Offizier, war durch die in den napoleonischen Feldzügen erlittenen Verwundungen genötigt der militärischen Laufbahn zu entsagen und erhielt von dem ihm wohlgeneigten Kurfürsten die Stelle eines Oberrentmeisters zu Witzenhausen. C. Ludwig war der zweitjüngste unter 6 Geschwistern, welche von den Eltern, insbesondere auch von der klugen und gemütvollen Mutter eine sorgfältige Erziehung genossen. Nach Absolvierung der Schule bezog C. Ludwig die Universität Marburg, wo er nach einer etwas stürmischen Studienzeit, unterbrochen durch einen einjährigen Aufenthalt an der Chirurgenschule zu Bamberg, im

Jahre 1839 promovierte. Als Prosektor unter dem ihm befreundeten Anatomen L. Fick arbeitend habilitierte er sich 1842 mit der Schrift „Beiträge zur Lehre vom Mechanismus der Harnsekretion“ und wurde 1846 zum außerord. Professor für vergleichende Anatomie ernannt. 1849 erfolgte seine Berufung als ordentl. Professor der Anatomie und Physiologie nach Zürich, 1855 als Professor der Physiologie und Zoologie an die Akademie für Militärärzte (Josephinum) in Wien, 1865 als Professor der Physiologie und Direktor des zu erbauenden physiologischen Instituts nach Leipzig. In das Jahr seiner Uebersiedlung nach Zürich fällt auch seine Verheiratung mit Christine geb. Endemann, mit welcher ihn bis zu seinem Tode ein Herzensbund seltener Innigkeit und Harmonie vereinigte.

Verglichen mit den Schicksalen vieler seiner Altersgenossen kann man Ludwig's Leben, rein äußerlich betrachtet, als ein ruhiges, durch widrige Umstände nicht gestörtes nennen; um so mehr war es innerlich ein bewegtes. Man liest zuweilen, dass Ludwig es war, welcher die Lebenskraft aus der Physiologie verbannte, und könnte demnach glauben, dass er sich an dem Streite der Philosophen über diese Frage lebhaft beteiligte. Dies ist ihm niemals in den Sinn gekommen. Selbst in den wenigen populären Vorträgen die von ihm vorhanden sind, findet sich kaum ein Wort über solche Dinge, wohl aber Darstellungen der Fortschritte, welche die Physiologie in dieser oder jener Richtung gemacht, der Bedeutung, welche dieselben für den Arzt und für die Menschheit im Allgemeinen hätten, Hinweise auf die Schwierigkeit des Problems und die Lückenhaftigkeit des Wissens gegenüber der unerschöpflich mannigfaltigen, selbst in ihren geringsten Äußerungen, scheinbar vollendet zweckmäßigen Natur. Ludwig war jede rein kritische Thätigkeit unsympathisch, soweit, dass er selbst in Streitfragen seines Faches einer Polemik so gut wie vollständig aus dem Wege ging. Er hat daher weder gegen die Naturphilosophie, welche während seiner Studienzeit noch zu Recht bestand, noch für den damals modern werdenden Materialismus jemals eine Lanze gebrochen, wenn er auch im privaten Gespräche über diese und andere Fragen Treffliches zu sagen wusste. Ludwig war vor Allem Forscher. Wenn er auf die damaligen Vorstellungen und Theorien des Lebens umwandelnd eingewirkt hat, wie es zweifellos in hohem Maße der Fall war, so ist dies darin begründet, dass er, wie die anderen großen Entdecker, die damals in der Physiologie wirkten, den Fortschritt der Erkenntnis stets von dem Zeugnis der Sinne abhängig machte, dass er in fruchtbarster und unermüdlicher Arbeit eine Fülle neuer Erscheinungen kennen lehrte, und zeigte, wie unvollkommen die bisherige Einsicht gewesen war.

Es ist durchaus kein Zufall, dass Ludwig seine wissenschaftliche Laufbahn im anatomischen Präpariersaal begann. Die Form der

lerischen Interesses; der Gedanke, dass die Lebensäußerungen der organisierten Gebilde in ihrer Gestaltung einen anschaulichen Ausdruck finden müssten, hatte für ihn die Bedeutung eines heuristischen Prinzips und veranlasste ihn, der anatomischen und physiologischen Forschungsmethode stets gleiche Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Als Beispiele solcher die Aufgaben zweier Wissenszweige kombinierenden Arbeitsweise seien aufgeführt die Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der mikroskopischen Struktur der Nieren und dem Mechanismus der Harnsekretion, eine Aufgabe, welche er in seiner Habilitationsschrift zuerst behandelte und dann in wiederholten Untersuchungen, welche bis in die letzten Jahre reichen und an welchen sich zahlreiche Schüler beteiligten, ergänzt, modifiziert und weiter ausgeführt hat. Die Untersuchungen über den Bau und die Formveränderungen des Herzens bei der Thätigkeit, welche er mit einer Abhandlung in der Zeitschrift für rationelle Medizin 1849 eröffnete und später mit wesentlich verbesserten Methoden von mehreren Schülern weiterführen ließ. Hieher gehören ferner die vielfachen Untersuchungen über die Bahnen der Lymphe in den einzelnen Organen, die Bedingungen ihrer Sekretion und Fortbewegung, für welche er in Schweigger-Seidel einen trefflichen, leider zu früh verstorbenen Mitarbeiter fand.

Besonderes Interesse brachte er der Anatomie des Gefäßsystems entgegen, und hat sie zum Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gemacht. Wie er in der Niere die Gefäßknäuel mit den Aufgaben des Organs in Beziehung zu setzen wusste, so hat er noch in vielen anderen Organen die Wege des Blutstroms unter steter Berücksichtigung der funktionellen Bedeutung verfolgt. So entstanden die Monographien über den Blutstrom im Auge, im Trommelfell, in der Leber, den Lymphdrüsen, im Schwellkörper, Darm, Muskel, Ohrlabyrinth, Kehlkopf. Dieselben bildeten gewissermaßen die anatomische Ergänzung zu den wichtigen Arbeiten über die an dem Blutkreislauf zu beobachtenden mechanischen Erscheinungen, welche er 1844 aufnahm durch die Untersuchung des Druckes in den Venen. Der Wunsch die Druckschwankungen zum Zweck genauerer Analyse dauernd zu fixieren, führte ihn dann zur Konstruktion des sog. Kymographions, zu deutsch Wellenschreibers (1847) d. h. zur Kombination des Manometers mit einer der Registrierung dienenden bewegten Schreibfläche, eines Instrumentes, welches wie kaum ein anderes zum unentbehrlichen Rüstzeug des Physiologen gehört, und sich in den mannigfaltigsten Modifikationen wertvoll erwiesen hat. Mit Hilfe dieses Werkzeuges war Ludwig im Stande die Abhängigkeit des Blutdrucks von den hauptsächlich in Betracht kommenden Bedingungen, der Herzarbeit, der Konfiguration und Wegsamkeit des Gefäßsystems und der Blutmenge festzustellen. Die



theoretischen Vorarbeiten hierzu beschäftigten ihn in Wien in Gemeinschaft mit dem ihm im Tode vorausgegangenen Physiker J. Stephan. Bei der Uebertragung der hiebei gewonnenen Resultate auf das Tier wurde Ludwig's Aufmerksamkeit auf die Nerven gelenkt, welche den Blutdruck beeinflussen, sei es, dass sie auf das Herz oder auf die Gefäße einwirken. Die Sorgfalt und fast unfehlbare Sicherheit seiner anatomischen Präparation gestatteten Ludwig eine Anzahl neuer und wichtiger Beziehungen aufzudecken. Die Untersuchung von Ludwig und Thiry (1864) enthüllte die Bedeutung des vom Nervensystem beherrschten Gefäßtonus für den Blutdruck und wenige Jahre später wurde in Ludwig's Laboratorium der Ort im Centralnervensystem, von dem aus der Durchmesser der Arterien reguliert wird, die Lage des sogen. Gefäßcentrums, genauer festgestellt. Dass dasselbe nicht nur auf die Arterien, sondern auch auf die Venen einzuwirken im Stande sei, ist zwar aus verschiedenen Beobachtungen für wahrscheinlich erachtet worden. Sichergestellt wurde dies durch die erst in den letzten Jahren, ebenfalls in Ludwig's Laboratorium erfolgte Auffindung von venomotorischen Nerven. Die Untersuchung der Herznerven führte zur Entdeckung der beschleunigenden Fasern (1866), von centrifugalen Fasern (Wooldridge 1883), welche ohne Aenderung der Schlagzahl des Herzens den arteriellen Druck erhöhen, endlich von centripetalen Nerven sehr verschiedenartiger Funktion, von welchen der den Blutdruck reflektorisch herabsetzende Nervus depressor zuerst die Aufmerksamkeit erregte (1866). Auch zur Messung der in den Arterien strömenden Blutmenge verdankt die physiologische Methodik Ludwig ein sinnreiches Instrument, die sog. Stromuhr. In origineller Weise benutzte er dieselbe später zur direkten Bestimmung der vom Herzen ausgeworfenen Blutmenge, endlich zur Messung der Gasspannungen im strömenden Blute.

Eine weitere Reihe wertvoller Arbeiten Ludwig's und seiner Schüler war der genaueren Verfolgung der Drüsenenthätigkeit und Verdauung gewidmet. Dieselbe beginnt mit den wichtigen Abhandlungen, welche von Ludwig im Jahre 1851 veröffentlicht wurden und die Beziehung der Speichelabsonderung zur Nerventhätigkeit, zum Blutdruck und der chemischen Zusammensetzung des Blutes betrafen. Die darin niedergelegten und durch vielfache spätere Versuche erweiterten und ergänzten Thatsachen haben die damals geläufigen Vorstellungen über den Mechanismus der Drüsenenthätigkeit vollständig umgestoßen und dieselbe von Bedingungen abhängig erwiesen, welche erst durch die modernen Errungenschaften der physikalischen Chemie dem Verständnis näher gerückt worden sind. Ludwig war sich darüber klar, dass hier eine besondere Thätigkeitsform des Organismus verborgen liegt; er vergleicht in der ersten Auflage seines Lehrbuches die Drüsenenthätigkeit geradezu mit der Muskelthätigkeit. Zugleich aber strebte er

den noch unbekannten Prozess dadurch schärfer zu bestimmen, dass er aus dem Sekretionsvorgang diejenigen Erscheinungen loszulösen suchte, welche eine Erklärung aus den bekannten, von ihm in besonderen Versuchen studierten Gesetzen der Diffusion und Endosmose zugänglich erschienen. Mannigfache Versuche in dieser Richtung sind von seinen Schülern angestellt worden; sie betreffen die Bildung und Zusammensetzung des Harnes, des Speichels, der Lymphe, die Aufnahme von Stoffen aus dem Magen und Darm. Als wertvolles Resultat haben dieselben ergeben, dass durch Aenderung der osmotischen Spannung innerhalb der durch die Versuchsbedingungen gezogenen Grenzen die in Rede stehenden Prozesse an manchen Orten kaum merklich, an anderen dagegen so auffällig geändert werden, dass ihnen eine ausschlaggebende Bedeutung zugeschrieben werden muss. Bei Verfolgung des Weges, auf welchem die durch die Verdauungssäfte aus dem Nahrungseiweiß gebildeten Körper in das Blut gelangen, fand sich die überraschende Thatsache, dass in den großen Kreislauf direkt eingeführte Albumosen als Gifte wirken und unter anderem dem Blute die Gerinnbarkeit für längere Zeit rauben. Diese Beobachtung, an welcher Schmidt-Mülheim (1880) beteiligt war, bot Gelegenheit an das Problem der Blutgerinnung von einer neuen Seite heranzutreten (Wool-dridge, Mosen u. a.), und die Beschaffenheit der Formelemente des Blutes nach der morphologischen, wie chemischen Seite genauer zu untersuchen.

An diese die Physiologie der Verdauung und des Stoffwechsels behandelnden Arbeiten schlossen sich zahlreiche Untersuchungen über die Atmung in der Lunge, dem Blute, der Lymphe und den Geweben. Auch hier waren es zwei originelle Methoden, durch welche sich Ludwig die Möglichkeit schuf die Einsicht in diese verwickelten Verhältnisse mächtig zu vertiefen: Die Benützung der Toricelli'schen Leere zur Entgasung von Flüssigkeiten und die Herstellung eines künstlichen Kreislaufes in isolierten Organen. Im Jahre 1859 beschrieb Ludwig eine Form der Quecksilberpumpe, welche im Laufe der Jahre vielfach verbessert und den verschiedenen Zwecken angepasst, in zahlreichen Untersuchungen diente zur Bestimmung des Gasgehaltes und der Gasspannungen in Blut, Serum, Plasma, Lymphe, dem Körper unter den verschiedensten Bedingungen entnommen. Auch das Verhalten von Salzlösungen gegen Gase wurde einem sorgfältigem Studium unterworfen. Eine erstaunlich große Zahl wichtiger Beobachtungen war die Frucht dieser Bemühungen; eine Aufzählung derselben würde den Rahmen dieser Skizze weit überschreiten und ist schon um deswillen nicht angängig, weil die Einsicht in die gasbindende Fähigkeit des Blutes noch keine abgeschlossene ist. Wie so häufig hat sich auch hier herausgestellt, dass die Vorgänge um so verwickelter erscheinen, je feinere Hilfsmittel der Analyse zu Gebote stehen. Als einer der

merkwürdigsten Befunde in dieser Richtung kann gelten, dass die für den Gasaustausch maßgebenden Spannungen nicht allein von dem Gasgehalt der Körpersäfte, sondern auch von spezifischen Leistungen der Gewebe abhängig sind, welche an die Erscheinungen der Sekretion erinnern. Wenn also trotz der vielfachen Bemühungen das Problem noch nicht gelöst erscheint, so schmälert dies nicht den Ruhm derjenigen, welche zuerst die Fahrt in das unbekannte Gebiet wagten.

In ganz eigentümlicher Weise hat Ludwig die Beobachtung auszunutzen verstanden, dass Organe auch nach der Abtrennung von dem Körper noch einige Zeit ihr natürliches Verhalten bewahren. Indem er durch die Gefäße solcher Körperteile defibriertes Blut leitete, konnte das Absterben derselben wesentlich verzögert und mancherlei Erscheinungen der Erregung oder des Stoffwechsels an ihnen isoliert zur Beobachtung gebracht werden. So ließen sich an der Niere der Einfluss vieler Stoffe auf die Gefäßmuskeln, an dem Skelettmuskel die Wirkung der Erregung auf den Stoffwechsel, an dem Darm die Bedingungen der Peristaltik u. v. a. der Beobachtung und Messung unterziehen, wo der Versuch am unversehrten Tiere keine oder eine schwer zu deutende Auskunft gegeben hätte. Auch in den Händen anderer Forscher hat sich dieses Verfahren wiederholt als ein äußerst fruchtbares erwiesen.

In höherem Grade als bei irgend einem anderen Körperteil zeigt sich die Fähigkeit zu selbständiger Existenz beim Herzen ausgebildet. Das Frochherz, behutsam dem Körper entnommen und mit einem Apparat verbunden, welcher sowohl die Zuführung verschiedener Flüssigkeiten, als auch die Messung der Herzarbeit gestattet, lässt sich tagelang leistungsfähig erhalten. Obwohl sich um die Ausbildung dieses Verfahrens Ludwig nicht allein verdient gemacht hat, so sind doch unter den Arbeiten aus seinem Laboratorium diesem interessanten und dankbaren Versuchsobjekt besondere Aufmerksamkeit geschenkt und mannigfach variierte Versuchsreihen gewidmet worden. Auch eine sorgfältige anatomische Studie über das Frochherz (Gompertz 1884) findet sich unter denselben.

Bei den Versuchen, isolierte Organe durch einen künstlichen Kreislauf lebend zu erhalten, ist natürlich die chemische Beschaffenheit der durchgeleiteten Flüssigkeit von entscheidender Bedeutung. Die erhaltenden oder ernährenden Wirkungen gewisser Stoffe, die Anhäufung von Zersetzungsprodukten des Stoffwechsels werden hierbei der Untersuchung zugänglich. Seitdem Ludwig und Alexander Schmidt (1867) gefunden hatten, dass leicht oxydierbare Stoffe aus den Geweben in das Blut übertreten, hat Ludwig diesen Umsetzungsprodukten das lebhafteste Interesse entgegengebracht und ihre Untersuchung immer wieder angeregt. Durch die Arbeiten der chemischen Abteilung des Instituts sind eine große Zahl solcher intermediärer Produkte entdeckt,

nach verbesserten Verfahren dargestellt oder in ihrer Verbreitung durch den Körper verfolgt worden. Namentlich ist die Lehre von dem Aufbau der Eiweißkörper in sehr wichtigen Punkten gefördert worden.

Im Gegensatz zu dieser umfassenden Thätigkeit auf allen Gebieten der Physiologie der Ernährung und des Stoffwechsels hat sich Ludwig den Problemen der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie sowie der Sinnesphysiologie relativ wenig zugewendet. Die meisten der, übrigens nicht zahlreichen Untersuchungen auf diesen Gebieten, welche in den Arbeiten seines Instituts enthalten sind, stammen von Schülern, welche in selbständiger Weise sich mit diesen Arbeiten beschäftigten. In sehr reger Weise hat sich dagegen Ludwig an der Ausbildung der speziellen Nervenphysiologie beteiligt. Soweit es sich um Funktionen peripherer Nerven handelt, die von ihm, bezw. unter seiner Leitung studiert oder entdeckt worden sind, Chorda, Vagus, Accelerans, Depressor, Splanchnicus etc., sind schon oben die wichtigsten Punkte berührt worden. Charakteristisch für Ludwig's nicht dem abstrakten sondern dem anschaulichen Erfassen zugewendete Geistesrichtung ist es aber, dass seine Mitarbeit an den Aufgaben der Nervenphysiologie gerade dort sehr energisch einsetzt, wo die physiologische Leistung mit der anatomischen Konfiguration in einen direkten, so zu sagen geographischen Zusammenhang gebracht werden kann: In der Physiologie des Centralnervensystems. Namentlich sind es Untersuchungen über die Reflexfunktionen des Rückenmarks, welche ihn und seine Schüler wiederholt, von der Zeit seiner Wirksamkeit in Marburg bis in die letzten Jahre beschäftigten. Sie betreffen die Summation und Ausbreitung der Reize, den Verlauf der leitenden Bahnen und Nervenwurzeln innerhalb des Centralorgans, die Einwirkung direkter Reize und Gifte auf dasselbe. Ebenso hat er der anatomischen Durchforschung des Centralnervensystems stets das lebhafteste Interesse und die möglichste Förderung zu Teil werden lassen.

Unter den wissenschaftlichen Leistungen Ludwig's gebührt kein geringer Platz seinem „Lehrbuch der Physiologie des Menschen“, welches 1852/56 in erster, 1858/61 in zweiter Auflage erschien. Obwohl bald vollständig vergriffen, hat Ludwig gegenüber der rasch sich mehrenden physiologischen Litteratur und seiner eigenen intensiven Thätigkeit als Forscher zu weiteren Auflagen nicht mehr die Muße gefunden. In der Breite, in der es angelegt ist, mit allen nötigen Litteraturangaben, als Handbuch, wie man heutzutage zu sagen pflegt, würde es thatsächlich die Kräfte eines Einzelnen weit übersteigen. Für die damalige Zeit ein großartiges Unternehmen, wird man es auch jetzt noch, trotz der Lücken, die es 30 Jahre nach seinem Erscheinen unvermeidlich aufweisen muss, vielfach mit Vorteil zur Hand nehmen. In Bezug auf Weite des Standpunkts, einheitliche Auffassung, originelle und anregende

300
Fragestellung, Sorgfalt und Kritik in der Darstellung wird es muster-
giltig bleiben.

Der oben gegebene kurze Ueberblick über die Thätigkeit Ludwig's als Forscher kann nur den Anspruch erheben die wesentlichsten Punkte herauszugreifen und die Vielseitigkeit und Bedeutung der Leistungen in allgemeinen Umrissen zu zeichnen. Neben dem inneren Wert der Beobachtungen ist es indessen auch ihre erstaunliche Fülle, welche Beachtung verdient, besonders wenn berücksichtigt wird, dass es sich um Arbeiten mit den feinsten Werkzeugen und fast immer auch um schwierige operative Eingriffe in die kompliziertesten und empfindlichsten Formen von Lebewesen handelt. Es ist auch keine Frage, dass Ludwig dieselbe nicht hätte leisten können, trotz seiner erstaunlichen, bis in das höchste Alter scheinbar ungeschmälerten Rüstigkeit, seinem emsigen Fleiße und seiner Leidenschaft für wissenschaftliche Arbeit. Für diesen Erfolg muss neben den genannten Eigenschaften sein hervorragendes Geschick die Arbeit zu organisieren verantwortlich gemacht werden. Er verstand es, ohne die Leitung aus den Händen zu lassen, für die Lösung einer gegebenen Aufgabe die Rollen zwischen sich und seinen Arbeitsgenossen so zu teilen, dass jeder an dem Orte stand, wo er am förderlichsten eingreifen konnte. Es ist freilich richtig, dass er sich den Ueberblick um so leichter wahren konnte, als er selbst meist die größere Hälfte der Arbeit, insbesondere auch die schließliche Redaktion der Veröffentlichung übernahm; eine einseitige Arbeitsteilung, die in seltenen Fällen sogar so weit ging, dass Ludwig und sein langjähriger treuer Gehilfe Salvenmoser den Löwen-
teil besorgten und dem „Autor“ nur wenige Handgriffe zu thun blieben. Dies waren indessen Ausnahmen. In der Regel wusste er, Dank seiner rasch auffassenden Menschenkenntnis, die jedem zusagende und den Kräften angepasste Aufgabe zu finden. In der Regel fiel seine Anregung auf fruchtbaren Boden und eine nicht geringe Zahl seiner Schüler haben auf den verschiedensten Gebieten der medizinischen Wissenschaft als selbständige Forscher verdiente Anerkennung gefunden.

Ungleich schwieriger musste es für Ludwig sein die Wahl der Arbeit und die nach den Ergebnissen sich ändernden Phasen derselben dort zu beurteilen und zu bestimmen, wo ihm, wie etwa bei chemischen oder diffizilen mikroskopischen Untersuchungen die Methoden nicht so geläufig waren, wie auf den von ihm vorzugsweise beherrschten Gebieten. Die Festigkeit mit der Ludwig auch in solchen Fragen auf der einheitlichen Leitung der Arbeit bestand, konnte den Anschein einer Art militärischen Disziplin innerhalb des Laboratoriums erwecken. Wie wenig eine solche Bemerkung für den persönlichen Verkehr zutreffend gewesen sein würde, wird sofort zu besprechen sein. Für das Verständnis des hervorragenden Lehrerfolges

ist indessen ein solcher Vergleich nicht ganz wertlos. Ludwig besaß neben vielen anderen zweifellos auch solche Eigenschaften, welche als hervorragend militärische Tugenden bezeichnet werden könnten: Kühnheit der Entwürfe, zähe Ausdauer in deren Ausführung, Geistesgegenwart und hohen persönlichen Mut, ein seltenes Organisationstalent verbunden mit jener Menschenkenntnis, welche jede Kraft an die richtige Stelle zu setzen weiß, stramme Disziplin, Offenheit und Herzlichkeit im persönlichen Verkehr, Uermüdlichkeit in der Arbeit bei musterhafter Ordnung und Pünktlichkeit.

Ein solcher Mann, mit ungewöhnlichen Gaben des Verstandes und Herzens ausgestattet, trat Ludwig ein in die Schaar von Männern, welche sich um die Mitte dieses Jahrhunderts um die Entwicklung der Physiologie verdient gemacht haben. Die ärztliche Welt interessierte sich lebhaft für die junge, ihrer Kunst soviel versprechende Wissenschaft und allenthalben suchten die Hochschulen Jünger derselben zu gewinnen. So konnte es nicht fehlen, dass Ludwig eine große Zahl von Schülern an sich zog. Wer in den 60 oder 70er Jahren Ludwig's Laboratorium zu Leipzig besuchte, wo er durch die einsichtsvolle Förderung von Seiten der Regierung zuerst in der Lage war, eine mit modernen Hilfsmitteln ausgerüstete Arbeitsstätte zu errichten, wird dasselbe von Schülern, insbesondere aus dem Auslande, buchstäblich schwärmend gefunden haben.

Es ist dieser Art von Arbeit, als „fabrikmäßigen“ Betrieb, der Vorwurf nicht erspart geblieben, dass sie sehr verschiedenwertige Waare liefere¹⁾. Es wird im Allgemeinen richtig sein, dass eine Arbeit, für welche eine Mehrheit von Personen verantwortlich ist, nicht jenen Grad von Einheitlichkeit und Durchbildung erreichen wird, wie die von einer Hand fertig gestellte. Man darf indessen, ganz abgesehen davon, dass eine sehr große Zahl bedeutsamer Arbeiten aus Ludwig's Laboratorium hervorgegangen ist, nicht vergessen, dass die Aufgaben verschiedene sind. Sowie heutzutage in der organischen Chemie, so gab es damals in der Physiologie, nachdem ihr eine Anzahl neuer Methoden bescheert waren, eine Vielheit von Fragen, deren Beantwortung wertvoll und doch nicht zu schwierig war. Man darf ferner den erzieherischen Erfolg nicht außer Acht lassen. Im schärfsten Gegensatz zur Praxis der Fabriken stand die Freigebigkeit, mit welcher Ludwig seine Gedanken und Methoden jedem, der sie begehrte, mitteilte ohne irgend einen persönlichen Vorteil dafür zu verlangen oder zu erhoffen. In wie hohem Grade er von solcher Gewinnsucht und Eitelkeit frei war, wird am besten durch die Thatsache erwiesen, dass die unter seiner Leitung und, wie oben erwähnt, nicht selten unten seiner intensivsten Mitarbeit ausgeführten Untersuchungen in der Regel nicht unter seinem, sondern unter des Schülers Namen in die Welt

1) W. Henke, Jakob Henle, Archiv f. Anatomie, 1892, S. 21.

gingen. Freilich die Firma war bekannt und aus der Redaktion des Textes, dem Ludwig stets seine Eigentümlichkeit aufzuprägen wusste, war unschwer zu erkennen, wer die Feder geführt hatte. Vielleicht mag es deshalb entschuldbar erscheinen, wenn oben in der kurzen Uebersicht über einige der aus Ludwig's Laboratorium hervorgegangenen Arbeiten nach dem umgekehrten Prinzip verfahren und die Namen der Schüler verschwiegen wurden, mit Ausnahme einiger wenigen, welche ihrem Lehrer im Tode vorausgegangen sind. Er hat derselben stets in treuer und dankbarer Erinnerung gedacht.

Mit seinen Schülern verband ihn mehr als das Interesse an gemeinsamer Arbeit. Indem sie seine Unterweisung suchten, glaubte er nicht nur für die von ihnen ausgeführten Untersuchungen die Verantwortung übernehmen zu sollen. Er hielt sich für verpflichtet ihnen auch später seinen Rat und seine Unterstützung nicht vorzuenthalten. Es war nicht nur hochherziges Pflichtgefühl, es war persönliche warme Teilnahme an den Schicksalen der ihm nahe getretenen. Er war weit entfernt sich nur für den Gebenden zu halten. Für ihn war der Umgang, die Aussprache mit seinen „jungen Freunden“ ein Bedürfnis, unter ihnen fühlte er sich selber wieder jung. Nach dem Laboratorium wurde der Verkehr in Ludwig's gastlichem Hause und weiterhin brieflich fortgesetzt. Und wirklich schien Ludwig's Natur den Jahren zu spotten. An Schnelligkeit der Auffassung, an Willigkeit des Gedächtnisses, Interesse und Begeisterung für Alles Neue, Gediogene, sei es in Wissenschaft, Kunst oder auf sittlichem Gebiete, that er es dem Jüngsten zuvor. Jede in die Diskussion geworfene Bemerkung fing so zu sagen bei ihm Feuer. Er verstand im höchsten Maße die Kunst, die Unterhaltung zu führen, nicht mit Phrasen und oft sich wiederholenden Geschichten, sondern indem er die neu aufgenommenen Eindrücke mit dem Schatze seiner Erinnerungen und Kenntnisse zu immer neuen Kombinationen verband. Er schreckte nicht zurück, wenn sich dabei ein Paradoxon ergab, oder ein Resultat, welches einer früheren Bemerkung zu widersprechen schien. Man hatte oft den Eindruck als experimentierte er gewissermaßen die Verbindungen durch, welche zwischen dem Neuen und früher Erlebten möglich waren. Seine Schilderungen waren durch eine merkwürdige Plastik ausgezeichnet und man hatte stets den Eindruck, etwas Neues, noch nicht Gesprochenes, etwas Originelles und Bedeutungsvolles zu hören. Eigentümlich für seine Unterhaltung war es auch, dass er mit seiner Person niemals in den Vordergrund trat, dieselbe überhaupt nur soweit erwähnte, als es etwa zur verständlichen Schilderung eines Erlebnisses nötig war.

Niemand der mit Ludwig zusammentraf, konnte sich dem Zauber seiner Rede, dem Eindrücke der machtvollen Persönlichkeit entziehen. Dass aber die einmal geknüpften Beziehungen bei vielen seiner Schüler zu festen, das ganze Leben hindurch andauernden wurden, dass Manche

große Reisen nicht scheuten, um ihren Meister von Zeit zu Zeit wieder zu begrüßen, dass er in den Kreisen seiner Kollegen und Mitbürger stets treue Freunde erwarb, beweist, dass er selbst Treue übte. Mit wahrhaft rührender Zärtlichkeit hing er an Helmholtz. Noch auf seinem letzten Krankenlager hoffte Ludwig die Kraft zu finden, einige Erinnerungen an Helmholtz niederzuschreiben.

Ludwig war ein stets bereiter und trefflicher Berater. In allen für das Gedeihen der Universität wichtigen Fragen wurde sein Urteil als eines der ersten gesucht. Man wusste, dass er ohne kleinliche Rücksichten und egoistische Motive an die Fragen herantrat, dass er den Schwierigkeiten mit Klugheit und, wenn nötig, mit der ganzen Energie seiner Persönlichkeit zu begegnen wusste. Aber auch jeder, der mit persönlichen Anliegen zu ihm kam, war sicher Gehör und einen klaren Bescheid für oder wider zu erhalten. Er scheute sich nicht sein Urteil mit aller Entschiedenheit auszusprechen, was ihm wohl zuweilen als Schroffheit, ja als Härte angerechnet wurde. Dass dies vielmehr mit der Lebhaftigkeit seines Empfindens als mit der Art seines Charakters zusammenhing, wusste jeder, der ihn näher kannte.

Recht deutlich zeigte sich die Klugheit und Besonnenheit seines Handelns bei Gelegenheit der in Deutschland im Jahre 1879 entfachten Bewegung gegen die Vivisektion. Er hielt den Versuch für aussichtslos, die erregten Gemüter durch Berufung auf das Urteil von Sachverständigen oder durch gutgemeinte Belehrungen zu beruhigen. Er hielt es für die Pflicht aller wissenschaftlich gebildeten Tierkundigen, also insbesondere auch des Physiologen, die in den Tierschutzvereinen liegende Kraft auf den richtigen Weg zu lenken, welcher nicht in der Schonung der Tiere schlechtweg, sondern in deren schonenden Benützung besteht. In diesem Sinne hat er eine lange Reihe von Jahren hindurch als erster und zweiter Vorsitzender des Leipziger Tierschutzvereins zu wirken gesucht und eine große Reihe tierschützender und gemeinnützlicher Unternehmungen teils ins Leben gerufen, teils nach besten Kräften gefördert. In seiner Thätigkeit als Experimentator aber hat Ludwig mehr als irgend ein anderer dazu beigetragen, die Methode der Vivisektion zu einer kunstvollen Technik auszubilden, welche alle unnötigen Verstümmelungen und schmerzhaften Eingriffe zu vermeiden versteht. Es war ein schönes Zeichen des Vertrauens und der verständnisvollen Einsicht seiner Leipziger Mitbürger, dass sie gerade in den Zeiten, in welchen Ludwig in seiner doppelten Stellung als Direktor des physiologischen Instituts und als Vorsitzender des Tierschutzvereins vielfache Angriffe von auswärts zu erleiden hatte, treu zu ihm gestanden sind.

Es ist ein tröstlicher Gedanke, dass Ludwig vor langsamem Dahinsiechen bewahrt blieb; dass ihm, der sich nur in emsigster Thätig-

keit genügte, das Leben nicht zur Last geworden ist. Nach kurzer, schmerzloser Krankheit verschied er am 23. April dieses Jahres plötzlich an einem Herzschlag. Um so erschütternder war sein Hinscheiden für alle, die ihm nahe standen. Möge ihnen in Stunden der Kleinmut die ruhige Pflichttreue und die siegesgewisse Arbeitsfreudigkeit des Verblichenen eine erhebende Erinnerung sein.

M. v. Frey.

Ueber die Protozoen als Krankheitserreger und ihre Bedeutung für die Entstehung der Geschwülste.

Von Prof. Dr. G. Hauser.

(Schluss.)

Bei dem hohen Interesse, welches der Aetiologie der Geschwülste im Allgemeinen zukommt, namentlich aber angesichts des lebhaften Streites, welcher gegenwärtig über die Frage von dem parasitären Ursprung der Geschwülste, vor allen des Krebses, geführt wird, erscheint es wohl gerechtfertigt, die Gründe näher zu prüfen, welche für die parasitäre Theorie der Geschwülste angeführt werden, und ob nach objektiven theoretischen Ueberlegungen überhaupt die Wahrscheinlichkeit besteht, die Geschwülste als parasitäre Neubildungen auffassen zu können.

Eine derartige nüchterne Prüfung ist meines Erachtens um so mehr am Platze, als nicht geleugnet werden kann, dass es ein moderner Zug der medizinischen Forschung ist, überall nur äußere Krankheitsursachen zu suchen und alle krankhaften Veränderungen, bei welchen solche äußere Ursachen nicht ohne Weiteres klar zu Tage liegen, auf parasitäre Einwirkung zurückzuführen. Ein derartiges Bestreben mag an sich ganz gerechtfertigt sein, doch muss es notwendig zu schweren Irrtümern führen, wenn man unbekümmert um die tatsächlich den betreffenden Krankheiten zu Grunde liegenden anatomischen Veränderungen und biologischen Vorgänge in oberflächlicher und einseitiger Weise deren Aetiologie zu erforschen sucht.

Wir haben uns also zunächst folgende Fragen vorzulegen:

Gibt es zweifellose Infektionskrankheiten, welche in ihrem Verlauf gewisse Analogien mit der Entwicklung und dem Verlauf der Geschwülste, insbesondere der bösartigen, erkennen lassen?

Und lassen sich ferner die bei Geschwülsten, namentlich beim Krebs zu beobachtenden anatomischen Befunde und biologischen Vorgänge nach unserem gegenwärtigen Wissen mit einer parasitären Theorie der Geschwülste vereinbaren?

Was die erste Frage angeht, so lässt sich nicht leugnen, dass in einem sehr wesentlichen Punkte, nämlich hinsichtlich der Fähigkeit Metastasen zu bilden, eine gewisse Analogie zwischen den bösartigen Geschwülsten und den sogenannten Infektionsgeschwülsten, zu welchen z. B. die Tuberkulose und die Syphilis zu rechnen sind, besteht.

Bei der Tuberkulose sehen wir nach erfolgter Infektion zunächst die Entwicklung eines lokalen Krankheitsherdes unter Bildung von sogenannten Tuberkelknötchen, welche in der Regel bald wieder zerfallen und bei geeignetem Sitze auch zur Geschwürsbildung führen können. Während nun dieser primäre tuberkulöse Prozess in ungünstigen Fällen unter Zerstörung des Gewebes unaufhaltsam weiter-schreitet, sehen wir ganz gewöhnlich schon nach kurzer Zeit auch die regionären Lymphdrüsen tuberkulös erkranken; sie schwellen mächtig an und es entwickeln sich in ihnen massenhafte, oft rasch verkäsende Tuberkelknötchen. Nicht selten erfolgt auch ein Durchbruch eines tuberkulösen Herdes nach der Gefäßbahn, vielleicht in eine Vene. Und nun sehen wir, wie der ganze Körper von dem tuberkulösen Gift förmlich überschüttet wird; in allen Organen, der Lunge, der Leber, den Nieren, der Milz, im Gehirn, überall entwickeln sich in kurzer Zeit oft Millionen von Tuberkelknötchen, so dass die Gewebe auf das dichteste von ihnen durchsetzt erscheinen; oder es kommt gelegentlich auch in diesen oder jenen Organen zur Entwicklung vereinzelter, aber umfangreicherer, geschwulstähnlicher, metastatischer Knoten, sogenannter Solitär-tuberkel.

In ganz ähnlicher Weise kann die Syphilis nach der primären lokalen Infektion zur Entwicklung metastatischer geschwulstähnlicher Krankheitsherde führen.

Betrachten wir nunmehr den Verlauf eines Krebses: Auch hier sehen wir zunächst den lokalisierten primären Erkrankungsherd; das Gewebe ist starr infiltriert oder es erhebt sich an der betreffenden Stelle eine Geschwulst. Bald folgt in der Regel der Zerfall des neugebildeten Gewebes und es entwickelt sich ein fressendes Geschwür, welches um sich und in die Tiefe greifend unaufhaltsam das Organ-gewebe zerstört. Auch hier beobachten wir nun nur allzu häufig, wie schon frühzeitig, ganz ähnlich wie bei der Tuberkulose oder Syphilis, die benachbarten Lymphdrüsen krebzig entarten. Und namentlich bei Zylinderepithelkrebsen, bei Krebsen der acinösen Drüsen oder auch bei Sarkomen durchbrechen nicht selten die Geschwulstmassen auch eine Venenwand und nun sehen wir wiederum wie bei den Infektionsgeschwülsten in den verschiedensten Organen, besonders häufig in der Leber und in den Lungen, bald vereinzelter, bald zahllose metastatische Geschwülste von der gleichen Beschaffenheit wie die primäre Geschwulst entstehen. Ja es kann sich, ähnlich wie bei der Miliartuberkulose, förmlich eine miliare Carcinose entwickeln, wobei in den

knötchen zu finden sind.

Vergleicht man diese bei Carcinomen und Sarkomen einerseits und der Tuberkulose und der Syphilis andererseits zu beobachtenden Vorgänge, so scheint freilich auf den ersten Blick eine geradezu auffallende Analogie zwischen der Entwicklung jener bösartigen Geschwülste und derjenigen der Infektionsgeschwülste zu bestehen. In beiden Fällen sehen wir, wie von einem primären Krankheitsherde aus offenbar eine Verschleppung eines Virus auf dem Wege des Lymphstromes und der Blutbahn erfolgt und eventuell über den ganzen Körper zerstreut wird und wie hiedurch unzählige neue, dem primären völlig analoge Krankheitsherde an entfernteren Stellen sich entwickeln können.

Und doch erkennen wir trotz dieser weitgehenden Analogie bei genauerem Zusehen sogleich auch wesentliche Unterschiede. Während es nämlich bei der Tuberkulose zweifellos in erster Linie ein spezifischer pflanzlicher Mikroorganismus, der Tuberkelbacillus, ist, welcher vom primären Krankheitsherde aus verschleppt wird, sind es bei den bösartigen Geschwülsten die Geschwulstelemente selbst, entartete Epithelien oder Bindegewebszellen, welche in die Lymph- oder Blutgefäße eindringen, vom Säftestrom erfasst und weitergetragen und da und dort im Körper abgelagert werden.

Doch diese Thatsache an sich wäre mit der parasitären Theorie der Geschwülste ganz wohl zu vereinbaren; denn man könnte sich ja vorstellen, dass mit diesen Zellen gleichzeitig irgend ein parasitärer Mikroorganismus verschleppt wird, geradeso wie auch bei den typischen Infektionskrankheiten zweifellos die Infektionserreger häufig genug von Leukocyten aufgenommen und vom primären Krankheitsherde nach entfernteren Stellen des Körpers getragen, eventuell auch dem Säftestrom zugeführt werden.

Thatsächlich finden wir eine ähnliche Idee in der Vorstellung Virchow's von der Metastasenbildung der Geschwülste vertreten. Virchow [51] sagt nämlich: „Das kann man durch Beobachtung sicher feststellen, dass nicht etwa ein solches ausgestreutes Zellen-Seminum aus sich selbst die neuen Geschwülste hervorbringt, dass nicht etwa die neuen Knoten aus den versetzten Zellen selbst hervordachsen, sondern dass an Ort und Stelle wieder die vorhandenen Gewebe erkranken und aus ihnen selbst durch örtliche Wucherung die sogenannten Metastasen, die Tochterknoten, erzeugt werden. Es handelt sich also immer um eine Infektion, die von dem abgelösten Teil auf das Lokalgewebe ausgeübt wird, und selbst die Dissemination durch Geschwulstelemente führt uns auf die Notwendigkeit, diese Elemente nur als Träger und Erzeuger eines Ansteckungsstoffes zu betrachten, der seinerseits nicht an die Elemente gebunden ist.“

Lässt man den Gedanken fallen, dass der Ansteckungsstoff von

den Zellen selbst erzeugt wird, sondern nimmt vielmehr an, dass ein solcher von außen zu denselben gelangt ist und sich in ihnen vermehrt, so lässt sich, wie man sieht, die Auffassung Virchow's von der Metastasenbildung bei den Geschwülsten ohne Weiteres mit der Infektionstheorie vereinbaren. Wir würden dann freilich mit der ganz unerhörten Erscheinung zu rechnen haben, dass Mikroorganismen befähigt sind, etwa Knochengewebe, Muskelgewebe oder Gehirns substanz in verhornendes Plattenepithel, in Drüsengewebe, Knorpel u. s. w. umzuwandeln. Es müsste also unter der Einwirkung jener rätselhaften Mikroorganismen die weitest gehende Metaplasie des Gewebes erfolgen, obwohl wir wissen, dass eine derartige Metaplasie nirgends sonst mehr beobachtet wird.

Allein die Auffassung Virchow's von der Metastasenbildung bei den Geschwülsten hat sich als eine irrige erwiesen. Durch Beobachtung der indirekten Kernteilungsfiguren kann man sich sehr leicht überzeugen, dass allerdings die metastatische Geschwulst aus den versetzten Zellen selbst hervorwächst, denn überall findet man massenhafte Mitosen, in den Geschwulstthromben, im Geschwulstembolus und in den spezifischen Elementen des wachsenden Tochterknotens, während das Lokalgewebe in der Umgebung der Metastase, von welchem nur die Entwicklung des Bindegewebsgerüsts und der Gefäße ausgeht, solche fast völlig vermissen lässt.

Es ist somit über allen Zweifel erhaben, dass die metastatische Geschwulst nicht durch ein von den Zellen verschlepptes Virus erzeugt wird, sondern durch Wucherung der verschleppten Zellen selbst entsteht.

Damit ist aber auch ein ganz fundamentaler biologischer Unterschied zwischen der Metastasenbildung bei den Geschwülsten im engeren Sinne und derjenigen bei den sogenannten Infektionsgeschwülsten begründet.

In letzterem Falle handelt es sich nur um eine Art entzündlicher Gewebsneubildung, welche lediglich als eine Reaktion des Lokalgewebes gegenüber dem verschleppten Infektionserreger aufzufassen ist, bei den Geschwülsten dagegen um eine zur Geschwulstbildung führende Wucherung verschleppter Körperzellen.

Bei der Geschwulstbildung ist also gewissermaßen die Körperzelle selbst zum Parasiten geworden. Schon die primäre Geschwulstentwicklung beruht darauf, dass bestimmte Gewebeelemente, beim Krebs die Epithelien, anfangen unaufhaltsam zu wuchern, dass sie, entgegen den die Gewebe gegen einander im Gleichgewicht haltenden Gesetzen ihre physiologischen Grenzen überschreiten, schrankenlos in die Tiefe der Gewebe eindringen und unter Zerstörung der normalen Gewebeelemente alles in hinfalliges atypisches Krebsgewebe umwandeln.

Fast in noch höherem Grade kommt aber diese offenbar auf einer totalen Umwälzung der biologischen Eigenschaften der Körperzellen beruhende Selbstständigkeit derselben bei der Entwicklung der Metastasen zur Geltung, denn normale Gewebelemente in dieser Weise verschleppt gehen stets in kurzer Zeit unfehlbar zu Grunde, während, wie gesagt, die verschleppten Geschwulstzellen an ihrer Ablagerungsstätte sich in's Unendliche vermehren und so die Tochtergeschwulst erzeugen. Nur bei absoluter Unkenntnis der durch die pathologisch-anatomische Forschung klargelegten thatsächlichen Verhältnisse wird man daher in der Metastasenbildung eine zwischen den Geschwülsten im engeren Sinne und den Infektionsgeschwülsten bestehende Analogie erblicken können, welche dazu berechtigte, für die ersteren ebenfalls eine parasitäre Grundlage zu vermuten.

Wohl kann es ja keinem Zweifel unterliegen, dass gerade tierische Parasiten eigenartige Geschwulstbildungen zu veranlassen vermögen. Das bereits besprochene intrakanalikuläre Papillom, welches Coccidien in den Gallengängen erzeugen, vor allem aber auch die so merkwürdigen durch Gallwespen und andere Insekten hervorgerufenen Wucherungen des Pflanzengewebes, die sogenannten Pflanzengallen, liefern uns einen unwiderleglichen Beweis, dass durch die Einwirkung von Parasiten thatsächlich ein ganz spezifischer formativer Reiz auf das Gewebe ausgeübt werden kann, welcher dasselbe veranlasst in ganz bestimmter Weise zu wuchern und eigenartige Geschwülste zu bilden. Denn als einfache Ersatzwucherungen oder Wucherungen in Folge des Wegfalls der Gewebswiderstände oder vollends in Folge einer Steigerung der physiologischen Funktionen lassen sich jene Neubildungen des Pflanzengewebes nicht deuten; entwickeln sich doch dieselben unter gewöhnlichen Verhältnissen in einem Gewebe, welches nicht einmal zu der geringfügigsten Regeneration befähigt ist, und die verschiedenen Parasiten erzeugen jedesmal Geschwülste von ganz bestimmter, für die betreffende Art äußerst charakteristischer Form, eine Erscheinung, welche ebenfalls nur in der Annahme eines spezifischen Wachstumsreizes ihre Erklärung finden kann.

Allein sowohl bei dem durch Coccidien hervorgerufenen intrakanalikulären Papillom der Leber, als auch bei den Pflanzengallen handelt es sich doch immer nur um streng lokalisierte Gewebswucherungen in der unmittelbaren Umgebung des Parasiten. Namentlich aber fehlt auch jede Andeutung davon, dass die Zellen des Wirtes wie bei den Sarkomen und Carcinomen anfangen, schrankenlos in das Gewebe vorzudringen und selbst das Gewebe zu zerstören, oder dass vollends Gewebszellen abgelöst und verschleppt

würden und befähigt wären, nunmehr selbstständige metastatische Gewebswucherungen zu erzeugen.

Mit der Selbstständigkeit der Geschwulstzelle, durch welche dieselbe förmlich selbst zum Parasiten des Organismus wird, von dem sie abstammt, tritt daher ein völlig neues biologisches Moment in die Erscheinung, welches nirgends mehr, weder in der ganzen Parasitenkunde, noch in der gesamten Pathologie überhaupt ein Analogon besitzt.

Es ist nun freilich ein ungemein bequemer Ausweg, welchen L. Pfeiffer und Adamkiewicz eingeschlagen haben, nämlich zu sagen, die Krebszelle stamme gar nicht vom Körper des Kranken, sondern sei eben thatsächlich ein wirklicher von außen eingedrungener Parasit, welcher wegen seiner großen Aehnlichkeit mit den Körperzellen von diesen nur nicht zu unterscheiden wäre. Bei dem mit den histologischen Verhältnissen der Geschwülste nur halbwegs Vertrauten kann aber eine derartige Behauptung nur ein Beweis dafür sein, dass jenen Autoren die thatsächlichen histologischen Verhältnisse des Krebses unbekannt geblieben sind und dass sie offenbar nicht wissen, dass beim Krebs die Zellen der Metastasen die gleiche regressive Metamorphose durchmachen, wie sie physiologisch ist für das Muttergewebe, dass also z. B. die in den Lymphdrüsen wuchernden Plattenepithelien typische Hornperlen bilden! Sonderbare Protozoen, welche je nach dem Sitz der primären Geschwulst bald verhornen, bald verfetten oder einer schleimigen Entartung verfallen! Die Behauptungen von L. Pfeiffer und Adamkiewicz, welche übrigens auch jeglicher Beweisführung entbehren, können daher nicht ernst genommen werden.

Das große biologische Rätsel der Geschwülste im engeren Sinne beruht also auf einer bis an den Parasitismus reichenden Emancipation der Gewebszellen von den physiologischen Wachstumsgesetzen. Dass diese merkwürdige Erscheinung durch Parasiten veranlasst werde, ist aber um so weniger wahrscheinlich, als wir derselben auch bei Geschwulstformen begegnen, bei welchen selbst der begeistertste Anhänger der parasitären Theorie der Geschwülste kaum die Kühnheit haben dürfte, ihre Entstehung auf parasitäre Einwirkung zurückzuführen. Oder sollte man wirklich glauben können, dass es Mikroorganismen gäbe, welche im Stande wären, im Hoden oder in einer Speicheldrüse große Knorpelgeschwülste, in der Niere quergestreifte Muskelfasern wachsen zu lassen? Soll es wirklich Parasitenwirkung sein, wenn im Ovarium unaufhaltsam wachsende Geschwülste mit Haaren und Zähnen und allen möglichen epidermoidalen Gebilden, im Bauche der Gans solche mit Federn wachsen und wenn im Kiefer große sogenannte Zahnocyten sich entwickeln, aus welchen Hunderte von Zähnen herausgezogen werden?!

Diese theoretischen Ueberlegungen, welche nichts Hypothetisches in sich schließen, sondern als die logische Konsequenz der bei der anatomischen und histologischen Untersuchung der Geschwülste gewonnenen Thatsachen erscheinen, sind, wie man sieht, der Auffassung, dass die Entwicklung der Gewächse durch Parasiten bedingt wäre, ebenso ungünstig als wie die klinische Beobachtung; denn auch diese liefert uns keine Anhaltspunkte für den infektiösen Charakter der Geschwülste.

Unter solchen Verhältnissen erscheint es gewiss gerechtfertigt, wenn man allen Bestrebungen, die Geschwülste als Infektionskrankheiten erklären zu wollen, die größte Skepsis entgegenbringt, und wenn man absolut sichere und zwingende Beweise für die Infektionstheorie verlangt.

Solche Beweise sind aber bis jetzt noch von keiner Seite erbracht worden. Denn die Natur der zahllosen bei den Geschwülsten beobachteten sogenannten Zelleinschlüsse ist keineswegs festgestellt, indem es durchaus nicht ausgeschlossen, ja oft sogar zweifellos ist, dass dieselben lediglich als Produkte einer regressiven Zellmetamorphose aufzufassen sind.

Aber selbst wenn diese Zelleinschlüsse wirklich Protozoen wären, so wäre hiemit noch nicht mit Sicherheit erwiesen, dass dieselben irgendwie in ursächlicher Beziehung zur Geschwulstentwicklung stehen. Da ja die Coccidien exquisite Zellschmarotzer, insbesondere Epithelschmarotzer sein sollen, so wäre es ja gar nicht zu verwundern, wenn sie sich mit besonderer Vorliebe in den zellenreichen epithelialen Geschwülsten ansiedeln und vermehren würden; aber ihr Auftreten wäre dann sekundär und ihre Bedeutung gänzlich untergeordneter Natur, gerade so wie bei den oft massenhaften Bakterien, welche in ulzerierten Geschwülsten schon gefunden worden sind.

Wenn ein Krebs wirklich als eine Infektionskrankheit aufzufassen ist, so muss bei dem stetigen und unaufhaltsamen Umsichgreifen des primären Krebsherdes zweifellos der vermeintliche Parasit fortwährend in vermehrungsfähigem und infektionstüchtigem Zustande sich in dem erkrankten Gewebe befinden. Es wäre sonst ganz unverständlich, dass immer weitere ursprünglich gesunde Bezirke der Haut oder von Schleimhäuten einer primären krebsigen Entartung verfallen.

Unter solchen Umständen müsste daher auch, wenn der Krebs wirklich eine Infektionskrankheit wäre, die experimentelle Uebertragung, zum Mindesten von Tier zu Tier, innerhalb der gleichen Art, gelingen. Obwohl es aber an geeigneten Versuchstieren nicht fehlt, denn der Krebs kommt auch z. B. bei Hunden und Ratten vor, so ist doch eine solche Uebertragung im Sinne der Infektionstheorie bis heute noch nicht geglückt. Wohl ist es Hanau [52] gelungen von einer Ratte stammendes Krebsgewebe auf eine andere Ratte

zu transplantieren, wobei sich dann massenhafte krebsige Geschwulstknoten in der Bauchhöhle des Versuchstieres entwickelten. Hanau selbst erblickt aber hierin nur eine erfolgreiche Transplantation und es wäre Mangel an kritischem Urteil, wenn man diesem Experimente eine andere Deutung beilegen wollte. Wenn wir auf eine granulierende Wunde Hautstückchen selbst eines anderen Individuums transplantieren, so wachsen dieselben an und es erfolgt von ihnen aus eine Ueberhäutung. In der gleichen Weise kann auch Krebsgewebe transplantiert werden, auch dieses wächst an, aber die Vermehrung der Krebszellen muss, da ihre biologischen Eigenschaften andere geworden sind, zur Entwicklung eines Krebsknotens mit allen seinen Eigenschaften führen. Wir können also in dem Hanau'schen Experimente nur eine gelungene Transplantation, aber keine Infektion erblicken. Eine solche wäre speziell für den Krebs nur dann erwiesen, wenn die vorher normalen epithelialen Elemente des Versuchstieres selbst einer krebsigen Entartung verfielen und durch Wucherung aus sich selbst heraus Krebsknoten erzeugen würden.

Eine derartige Beobachtung ist aber bis jetzt weder bei der Uebertragung von Carcinomen noch Sarkomen, noch überhaupt irgend welcher Geschwülste, gemacht worden.

Es existiert somit auch nicht der Schatten eines Beweises für die Infektionstheorie der Geschwülste, während doch die ganz eigenartigen biologischen Verhältnisse der Geschwülste, welche in der gesamten Parasitenkunde nicht mehr ihres Gleichen finden, eine besonders exakte und überzeugende Beweisführung erfordern.

Ueberblicken wir daher nochmals den Stand der Frage, welche Bedeutung den Protozoen als Krankheitserregern zukommt, so müssen wir eingestehen, dass unsere positiven Errungenschaften auf diesem Gebiete nur noch sehr spärliche sind. Nach meiner Ueberzeugung ist nur für die Malaria und für das intrakanalikuläre Papillom der Gallengänge, die Pébrine der Seidenraupen und wenige andere bei Tieren vorkommende Krankheiten der unwiderlegliche Beweis erbracht, dass dieselben wirklich auf einer Infektion durch Protozoen beruhen; in hohem Grade wahrscheinlich, wenn auch nicht völlig einwandfrei erwiesen, ist ferner die Bedeutung von Protozoen für das Molluscum contagiosum und die Dysenterie. Aber alle anderen Protozoen-Befunde und deren Deutungen insbesondere für die menschliche Pathologie sind mit der größten Skepsis aufzufassen und bedürfen jedenfalls einer gründlichen Prüfung von Seiten unbefangener Autoren, welche nicht so verblendet und so verrannt in eine vorgefasste Meinung sind, dass sie Protozen und verhornende Plattenepithelien nicht mehr von einander zu unterscheiden vermögen.

Es ist gewiss eine dankenswerte Aufgabe der Zukunft, zu erforschen, welche weitere Bedeutung den Protozoen als Krankheitserregern thatsächlich noch zukommt; denn die Möglichkeit, dass dieselbe eine viel weitere sein kann, als wir zur Zeit auf Grund wirklich positiver Kenntnisse anzunehmen berechtigt sind, kann nicht bestritten werden. Auch für die Aetiologie mancher Geschwülste mag vielleicht die Protozoenforschung noch wertvolle Aufschlüsse bringen; denn wenn auch der Infektionstheorie der Geschwülste sich im Allgemeinen die erwähnten Schwierigkeiten entgegenstellen, so dürfen wir deshalb doch nicht a priori es für absolut unmöglich erklären, dass nicht doch Vorgänge, wie wir sie bei der Krebsentwicklung beobachten, durch Parasiten veranlasst werden könnten. Wir müssen nur bei der außerordentlichen Unwahrscheinlichkeit unbedingt eine unanfechtbare und exakte Beweisführung fordern.

Eine solche ist aber freilich, wie die Protozoenforschung überhaupt, keine leichte Aufgabe. Denn nirgends stößt bei der außerordentlichen Aehnlichkeit der Protozoen mit Körperzellen oder Zerfallsprodukten von solchen die mikroskopische Untersuchung auf größere Schwierigkeiten als hier. Eine gründliche Kenntnis wirklicher Protozoen einerseits und eine vollkommene Beherrschung der pathologischen Histologie, insbesondere der regressiven Zellmetamorphose, andererseits sind die Grundbedingungen für alle Forschungen auf diesem Gebiete.

Außerdem aber ist eine Vervollkommnung der Methoden unerlässlich; vielleicht gelingt es noch, ähnlich wie für die Bakterien, bestimmte Färbungsmethoden zu entdecken, mittels welcher es gelingt, die Protozoen leichter und mit größerer Sicherheit von den Zellen des Wirtes zu unterscheiden. Von noch größerer Wichtigkeit wäre es, Züchtungsmethoden zu ersinnen, welche es uns ermöglichen würden, diese Parasiten ebenfalls wie die Bakterien, in Reinkulturen zu isolieren und dann auf ihre Pathogenität in einwurfsfreier Weise zu prüfen. Schwache Versuche liegen ja auch in dieser Richtung bereits vor, wenn dieselben auch noch zu keinen vollkommenen Resultaten geführt haben.

Jedenfalls werden aber alle unsere weiteren Fortschritte in der Erkenntnis, welche Bedeutung den Protozoen als Krankheitserregern zukommt, lediglich davon abhängen, inwieweit es uns gelingen wird, die Untersuchungsmethoden zu vervollkommen. Unsere gegenwärtigen Methoden erscheinen für die Lösung dieser bedeutsamen Frage als absolut unzulänglich, da sie in den seltensten Fällen ein zuverlässiges und rein objektives Urteil ermöglichen.

Litteratur.

- [1] Rud. Wagner, Fragmente zur Physiologie der Zeugung, 1836.
- [2] Donné, Réch. microscop. sur la nature du mucus. Paris 1837.
- [3] Wedl, Grundzüge der patholog. Histologie. Wien 1854.

- [3a] Davaine, Cpt. rend. Soc. biolog., 1854.
 [4] Hassel, The Lancet, Nov. 1859.
 [5] Zunker, Deutsche Zeitschr. f. prakt. Med., 1878, Nr. 1.
 [6] Malmsten, Virchow's Archiv, 1857, Bd. 12.
 [7] Lambl, Prager Vierteljahrschr. f. prakt. Heilkunde, Jahrg. 1859.
 [8] Pasteur, Études s. la maladie des vers à soie etc. Paris 1870.
 [9] Balbiani, Leçons s. les sporozoaires. Paris 1884.
 [10 u. 11] Vergl. die Litteraturangaben bei Ziegler. Lehrb. der allgem. u. spez. Pathologie, VIII. Aufl., 1895, Bd. I, S. 730.
 [12] L. Pfeiffer, Die Protozoen als Krankheitserreger. Jena 1891.
 [13] L. Pfeiffer, l. c. Nachträge 1895.
 [14] Guarneri, Arch. per le Sc. Med., XVI, 1892.
 [15] Kartulis, Centralbl. f. Bakt. und Paras.-Kunde, II, 1887; IX, 1891. Zeitschr. f. Hyg., XIII, 1893.
 [16] Councilman and Lafleur, Johns Hopkins Hosp. Rep. II. Baltimore 1891
 [17] Pasquale u. Kruse, Zeitschr. f. Hyg., XVI, 1894.
 [18] Lutz, Centralbl. f. Bakt. u. s. w., X, 1891.
 [19] Neisser, Vierteljahrschr. f. Dermat. u. Syph., 1888. Arch. f. Dermat., Ergänzungsh. 1892.
 [20] L. Pfeiffer, Zeitschr. f. Hygiene, Bd. III, 1888, S. 469.
 [21] L. Pfeiffer, l. c. und Untersuchungen über den Krebs. Die Zell-erkrankungen u. d. Geschwulstbildungen durch Sporozoen. Jena 1893.
 [22] Hake, A treatise of varicose capillaries, as constituting the structure of carcinoma of the hepatic ducts etc. London 1839.
 [23] Gubler, Mém. de la Soc. biolog., 1858. Gaz. méd., Paris 1858.
 [24] Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Leipzig u. Heidelb., 1879. Bd. I, 1. Lief., S. 279.
 [25] Dressler vergl. Leuckart l. c. S. 281.
 [26] Leuckart l. c.
 [27] Scheuerlen, Deutsche mediz. Wochenschr., 1887, Nr. 48, S. 1033.
 [28] Thoma, Fortschr. d. Med., Bd. VII, 1889, Nr. 11.
 [29] Darier, Soc. de biologie, 1889. Ann. de dermat., X, 1889.
 [30] Wickham, Arch. de méd. expériment., II, 1890.
 [31] Malassez, Arch. de méd. exp., II, 1890.
 [32] Nils-Sjöbring, Fortschr. d. Med., 1890, Nr. 14.
 [33] Steinhaus, Virch. Arch. Bd. 126, 1891 und Bd. 127, 1892. Centralbl. f. path. Anat., 1892, S. 900.
 [34] Soudakewitch, Annales de l'Inst. Pasteur, 1892, T. VI, Nr. 3.
 [35] Metschnikoff, Ann. de l'Inst. Pasteur, T. VI, 1892, p. 158. Brit. Med. Journ., 1892.
 [36] Podwyssozki u. Sawtschenko, Centralbl. f. Bakt., Bd. XI, 1892, Nr. 16—18.
 [37] Foà, Centralbl. f. Bakt., Bd. XI, 1892, Nr. 6.
 [38] Ruffer u. Walker, Brit. med. Journ., 1892, Vol. II. Journ. of Path. and Bact., Oct. 1892.
 [39] Korotneff, Sporozoen als Krankheitserreger. I. Heft: Unters. über d. Parasitism. d. Care. Berlin 1893.
 [40] Borrel, Evolution cellulaire et parasitaire dans l'épithélioma. Montpellier 1892.

- [42] Stroebe, Ziegler's Beitr., XI, 1892.
- [43] Cornil, Bullet. de l'Acad. de méd., Nr. 25, 1892.
- [44] Noeggerath, Beiträge zur Struktur u. Entwicklung d. Carc. Wiesbaden 1892.
- [45] Hansemann, Berl. klin. Wochenschr., 1894, Nr. 1.
- [46] Ziegler, Lehrbuch, 8. Aufl., 1895.
- [47] Marchaud, Fortschr. d. Med., Bd. XII, 1894, S. 786 u. 787.
- [48] L. Pfeiffer l. c.
- [49] Adamkiewicz, Unters. über d. Krebs u. d. Prinzip seiner Behandl. Wien u. Leipzig, 1893.
- [50] Emmerich, Münch. med. Wochenschr., 1895.
- [51] Virchow, Die krankhaften Geschwülste, 1863, Bd. I.
- [52] Hanau, Fortschr. d. Med., 1889, Bd. VII, S. 321.

Der Beweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von Wilhelm Haacke.

Der rote Faden, der sich durch mein Werk „Gestaltung und Vererbung“ (Leipzig 1893) hindurchzieht, ist der Gedanke, dass der Organismus ein Gleichgewichtssystem darstellt. Auf diesem Gedanken fußend, habe ich den Nachweis zu führen gesucht, dass sich erworbene Eigenschaften vererben müssen. Wer sich der Thatsache erinnert, dass der Hauptgegner der Ansicht von der Vererbung erworbener Eigenschaften, August Weismann, gegen diese Ansicht in erster Linie auch die angebliche Schwerverständlichkeit des Vorganges der Vererbung erworbener Eigenschaften ins Treffen führt, und dabei bedenkt, dass Weismann's Gefolgschaft eine sehr zahlreiche ist, wer ferner weiß, dass der mit Recht hochgeachtete Begründer der „Entwicklungsmechanik“, Wilhelm Roux, die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas deshalb als „die Erlösung von einem auf unserem Erkenntnisvermögen lastenden Alp“ begrüßt, weil sie nach seiner Ansicht die Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften unnötig macht, und wer erwägt, dass das Umsichgreifen der Ueberzeugung, dass sich erworbene Eigenschaften vererben müssen, eine vollständige Umwälzung der Biologie herbeiführen muss, der wird es mir nicht verdenken, wenn ich auf meinen Nachweis von der Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften einiges Gewicht lege.

Dieser Nachweis scheint indessen wenig Beachtung gefunden zu haben. Um so erfreuter bin ich darüber, dass ich in einer kürzlich erschienenen Schrift von Georg Pfeffer, die den Titel „Die Entwicklung. Eine naturwissenschaftliche Betrachtung“ (Berlin 1895) führt und die Ansammlung eines Vortrages, den Pfeffer am 5. Sept. 1894 gehalten hat, darstellt, denselben Beweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften finde, den ich erbracht habe. Wer die folgende Gegenüberstellung liest, wird mir zugeben, dass eine so frappierende, auf Identität hinaus kommende Aehnlichkeit zwischen zwei unabhängig von einander entstandenen Beweisen für die Richtigkeit einer Anschauung, wie sie zwischen

dem Pfeffer'schen Nachweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften und dem meinigen besteht, nur dann möglich ist, wenn der betreffende Beweis auf Naturnotwendigkeit beruht. Aus diesem Grunde teile ich, unwesentliches fortlassend und, wo es des Verständnisses wegen nötig ist, ein [eckig eingeklammertes] Wort einschiebend, den bei Pfeffer und mir identischen Beweis für die Notwendigkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften hier mit:

Haacke,
„Gestaltung und Vererbung“
(Leipzig 1893.)

Pfeffer,
„Die Entwicklung“
(Berlin 1895).

1) (S. 123). „Da . . . der Gesamtorganismus . . . der Ausdruck des Gleichgewichtsverhältnisses seines Plasmas ist, so entsteht nicht nur in den von äußeren Einflüssen umgestalteten Zellen ein neues Gleichgewichtsverhältnis, sondern es muss sich im ganzen Organismus ein solches bilden“.

2) (S. 124). „ . . . jede Zelle des Organismus“ [ist] direkt oder indirekt mit allen übrigen durch Plasmabrücken verbunden. . .“

3) (S. 124). „ . . . eine Veränderung des Gleichgewichtes in einer einzigen Körperzelle [muss] das Gleichgewicht in allen andern Zellen gleichfalls verändern. . .“

4) (S. 124 u. 125). „Bezeichnen wir das Gleichgewichtssystem in einer somatischen oder Körperzelle mit S und das . . . einer Keimzelle mit K, . . . Wird . . . aus dem Gleichgewichte S einer somatischen Zelle das Gleichgewicht S', so wird aus dem Gleichgewichtsverhältnis K der in diesem Körper befindlichen Keimzelle das Gleichgewichtsverhältnis K'. Diese Keimzelle trennt sich später von dem Körper und behält dabei ihr verändertes Gleichgewicht bei, . . . Hat nun das Gleichgewichtsverhältnis der somatischen Zelle S dem der in Verbindung mit dem Körper befindlichen Keimzelle entsprechenden Gleichgewichte K

1) S. 34). „Nehmen wir . . . an, dass nach Abschluss der Entwicklung dies¹⁾ Wesen auf grund irgend eines äußeren Einflusses eine körperliche Veränderung erfährt. Diese führt, wie wir gesehen haben, eine Veränderung der Gesamtheit des Wesens herbei, also aller seiner Zellen“.

2) (S. 34). „ . . . alle [Zellen] sind ganz gleichberechtigte Stücke des ganzen mit einander ununterbrochen verbundenen protoplasmatischen Leibes“²⁾.

3) (S. 30). „ . . . wenn innerhalb eines ganzen eine Einheit sich verändert, so verändert sich das Ganze, . . .“

4) (S. 35). „Bezeichnen wir das unveränderte Individuum . . . als A; die von ihm erzeugten Eizellen (ebenso die ihr³⁾ gleichen Eizellen der vorigen Generation) als a; die Zellen, aus denen es aufgebaut ist, als b, c, d etc.; bezeichnen wir ferner die Veränderung des Individuums mit dem Index K, die gleichmäßige Veränderung jeder einzelnen Zelle als k, so haben wir das veränderte Individuum als A_K, die Eizellen desselben als a_K, die übrigen Zellen als b_K, c_K, d_K etc. zu bezeichnen. Dann ergibt sich folgende einfache Betrachtung:

Wenn das Individuum A die . . . Auseinanderlegung der Bestandver-

1) Soll wohl heißen „dieses“.

2) Soll wohl heißen: „Alle Zellen sind ganz gleichberechtigte, mit einander ununterbrochen verbundene Stücke des ganzen protoplasmatischen Leibes“.

3) Soll wohl heißen „ihnen“.

die Wage gehalten, und hat das Gleichgewichtsverhältnis K_i der isolierten Keimzelle wieder das Gleichgewichtsverhältnis S der somatischen Zelle in der folgenden Generation hervorgebracht, so muss das durch äußere Einflüsse veränderte Gleichgewichtsverhältnis S' der somatischen Zelle das Gleichgewicht der in Verbindung mit den übrigen Zellen des Körpers befindlichen Keimzelle verändern; aus K wird K' , und aus dem Gleichgewichtsverhältnis K_i der isolierten Keimzelle wird das Gleichgewichtsverhältnis K'_i . Wenn nun S und K sich das Gleichgewicht gehalten haben, und wenn K_i wieder S hervorbrachte, wenn sich S' und K' gegenseitig balancieren, so muss K'_i auch wieder S' hervorbringen. Damit ist die Vererbung erworbener Eigenschaften als ein Vorgang nachgewiesen, der mit absoluter Notwendigkeit stattfinden muss“.

hältnisse der Eizelle a vorstellt, so muss die Auseinanderlegung, die Entwicklung der Eizelle a_x ein anderes Individuum ergeben. Wenn ferner der Index k die eingewickelte Form der als K bezeichneten Veränderung des ganzen Individuums (A_x) vorstellt, also die Form, in der sich die Veränderung des ganzen Individuums in den einzelnen Zellen ausprägt, so ist es klar, dass die Auseinanderlegung der Bestandverhältnisse der Eizelle a_x zu der Bildung des Individuums A_x führen muss“.

Pfeffer sagt im Vorwort zu seiner Schrift, in welcher letzterer „alles Eingehen auf die einzelnen Schriftsteller und aller Streit vermieden“ ist: „einer der Hauptzwecke der vorliegenden anspruchslosen Niederschrift ist der, den vielen Freunden aus allen Nachbargebieten, deren Mitarbeit an dem weiteren Ausbau meiner Gedanken ich sicher bin, diese in einer kurzen Darstellung zu unterbreiten, als Grundlage und Verständigungsmittel für eine gedeihliche Zusammen-Arbeit“.

Ich kann nur wünschen, dass sich Pfeffer's Zuversicht bezüglich der Mitarbeit an dem weiteren Ausbau seiner Gedanken erfüllen wird. Dann wäre auch ich der Mitarbeit anderer an dem weiteren Ausbau meiner Gedanken sicher. Indessen haben meine Gedanken schon in „Gestaltung und Vererbung“ einen viel weiteren Ausbau erfahren, als die mit meinen Gedanken übereinstimmenden unter den Gedanken Pfeffer's in den lange nach „Gestaltung und Vererbung“ erschienenen Schriften des letzteren. Ich glaube deshalb, dass auch ich mein Werk mit gutem Recht den Freunden aus allen Nachbargebieten als Grundlage und Verständigungsmittel für eine gedeihliche Zusammenarbeit empfehlen darf. Wer an der weiteren Ausführung meiner Gedanken und an deren Anwendung auf das Naturganze und auf Körper und Geist des Menschen Interesse nehmen sollte, dem möchte ich mein unter der Presse befindliches Werk „Die Schöpfung des Menschen und seiner Ideale“ (Jena, Hermann Costenoble) empfehlen, das den roten Faden von „Gestaltung und Vererbung“, nämlich den Gedanken, dass, wie vieles andere in der Natur, so auch der Organismus ein Gleichgewichtssystem darstellt, ein beträchtliches Stück weiter spinnt.

Summarische Beiträge zur Kenntnis der *Aquatic invertebrata* der Schweiz.

Von Dr. Othm. Em. Imhof.

Das Wissen über die geographische Verbreitung der Vertreter der kleineren und größeren Tiergruppen und der verschiedenen Tiergesellschaften der Süßwasser-Fauna rückt in erfreulicher Weise dem Stadium der Erforschung näher, in welchem die Möglichkeit der Vergleichung der Wasser-Faunen verschiedener ora-hydrographischer Teile in horizontalem und vertikalem Sinne kleinerer und größerer Länder und mehrerer Ländergebiete gegeben ist.

Um die Faunen der Landesteile und mehrerer Länder vergleichen zu können, bedarf es summarischer Uebersichten der faunistischen Ergebnisse, die ein genaues Bild der Komposition nach Zahl der Familien, Gattungen, Arten und Varietäten, nach der Verbreitung inbezug auf die natürliche Gliederung, speziell nach der Gestaltung der Wassergebiete repräsentieren.

Gerade zur Erleichterung und Förderung der Fortschritte in der Faunistik wird ein aus der vorhandenen Litteratur durch Sammlung, Lichtung und Ordnung gewonnenes Gesamtbild dienen, das auf die wichtigen Partien der Charaktereigenthümlichkeiten, die sich bisher zu erkennen geben und auf die hervortretenden Lücken hinweist.

Derartige Gesamtbilder unserer schweizerischen Fauna der Süßwasserbewohner beabsichtige ich in der Folge vorzulegen.

I. *Mollusca.*

Die Litteratur über Wasser-Mollusken unseres Landes enthält 86 Arbeiten von 45 Autoren. Die umfangreicheren sind von: Studer 1789 und 1820; Hartmann 1808 (Bodensee) 1821 und 1844; de la Bêche 1824; de Charpentier 1837; Agassiz 1839, 1845 und 1846 (paläont. und rec.); Stabile 1845 und 1859; de Mortillet 1852—1854; Am Stein 1857, 1885, 1890—1892; Clessin 1874, 1878, 1887—1892.

Das Gesamtergebnis zählt bis dato 116 Species und 99 Varietäten.

Folgende Familien sind mit den beigesetzten Zahlen vertreten.

- | | |
|---|---|
| 1. Fam. <i>Unionidae</i> 17 Spec. 36 Var. | 5. Fam. <i>Paludinidae</i> 5 Spec. 1 Var. |
| 2. „ <i>Cycladidae</i> 38 „ 2 „ | 6. „ <i>Limnaeidae</i> 27 „ 25 „ |
| 3. „ <i>Neritidae</i> 4 „ 1 „ | 7. „ <i>Succinidae</i> 3 „ 2 „ |
| 4. „ <i>Valvatidae</i> 8 „ 1 „ | |

Am reichsten stellen sich die Genera:

- | | |
|--------------------------|-------------------------|
| <i>Pisidium</i> 33 Spec. | <i>Limnaea</i> 12 Spec. |
| <i>Planorbis</i> 16 „ | <i>Anodonta</i> 10 „ |

Die größten Varietäten-Zahlen weisen die Genera:

- | | |
|------------------------|--------------------------------|
| <i>Limnaea</i> 37 Var. | <i>Unio</i> 15 Var. |
| <i>Anodonta</i> 21 „ | <i>Succinea</i> 15 „ aus. Auf- |

fallend ist, dass das artenreichste Genus *Pisidium* nur 1 Varietät beherbergt.

Die Zahl der vertretenen Genera ist:

- | | | |
|----------------------------|-----------------------|------------------------|
| 1. Fam. <i>Unionidae</i> : | 1. <i>Anodonta</i> . | 2. <i>Unio</i> . |
| 2. „ <i>Cycladidae</i> : | 3. <i>Sphaerium</i> . | 4. <i>Calymulina</i> . |
| 3. „ <i>Neritidae</i> : | 6. <i>Neritina</i> . | |
| 4. „ <i>Valvatidae</i> : | 7. <i>Valvata</i> . | |
| 5. „ <i>Paludinidae</i> : | 8. <i>Vivipara</i> . | 9. <i>Bythinia</i> . |
| 6. „ <i>Limnaeidae</i> : | 12. <i>Limnaea</i> . | 13. <i>Physa</i> . |
| 7. „ <i>Succinidae</i> : | 16. <i>Succinea</i> . | 14. <i>Planorbis</i> . |
| | | 15. <i>Ancylus</i> . |

Die folgenden summarischen Zusammenstellungen geben das Bild der Mollusken-Fauna speziell der Seen, in horizontaler Verteilung in den Hauptflussgebieten und in vertikaler Distribution in 5 Höhen-Regionen gesondert.

Die erste Tabelle stellt die horizontale Verbreitung der Arten und Varietäten der 16 Süßwasserbewohner-bergenden Genera in den Seen nach den 4 Hauptflussgebieten getrennt dar.

(Tabelle I.)

Erklärung der Tabelle. Die zweite Zahlenreihe jeder Spalte der 4 Flussgebiete enthält die Anzahl der bisher nur in dem betreffenden Wassergebiet gefundenen Arten und Varietäten. Die zweitletzte Rubrik gibt die Gesamtzahlen der in den Seen vorhandenen Formen und die letzte Kolonne die Totalzahlen der Vertretung in den Gewässern verschiedener Natur unseres Landes.

Die Tabelle führt zu folgenden Resultaten.

Aus dem Rheingebiet sind die größten Anzahlen bekannt 65 Spec. 36 Var., dann folgt das Rhonegebiet 36 Spec. 18 Var., hierauf das Pögebiet 33 Spec. 14 Var. Am wenigsten Formen kennen wir noch aus dem Donaugebiet 9 Spec. Es ergibt sich sowohl für die Arten- als auch für die Varietäten-Zahl die gleiche Reihenfolge der Wassergebiete.

Die Sequenz nach der Zahl der eigenen Species, d. h. nur in einem der 4 Flussgebiete beobachteten, gestaltet sich anders:

I. Rheingebiet	28 Spec. (29 Var.)	III. Rhonegebiet	6 Spec. (14 Var.)
II. Pögebiet	11 " (11 ")	IV. Donaugebiet	1 " (— ")

für die eigenen Varietäten (Var.) wie nach den Gesamtzahlen.

Geht man auf die Vertretung speziell der Gattungen ein, so zeigen sich einige Ausnahmen.

Anodonta : II. IV. III.

Bythinia : III. IV. II.

Vivipara : II. I.

Bythinella : II.

In der Seen-Fauna fehlen bisher Beobachtungen von *Neritina* und *Vitrella*.

Nur in 1 Wassergebiet wurden gefunden: *Calyculina* und *Bythinella*, je 1 Spec.

" " 2 Wassergebieten " : *Vivipara* und *Physa*.

In 3 " " : *Anodonta*, *Unio*, *Sphaerium*, *Valvata*,
Bythinia, *Ancylus*, *Succinea*.

" allen 4 " " : *Pisidium*, *Limnaea*, *Planorbis*.

Von 14 Gattungen der Seen-Fauna haben danach 10 allgemeinere Verbreitung.

Das Gesamtergebnis der Seebewohner beziffert sich auf 84 Species und 62 Varietäten, circa $\frac{2}{3}$ der gesamten Wasser-Mollusken.

Die reichsten Gattungen sind: *Pisidium* 27 Species, *Planorbis* 14 Spec., beide mit nur einer Varietät. Die folgenden zeichnen sich durch die große Zahl an Varietäten aus: *Limnaea* 9 Spec. 22 Var. und *Anodonta* 7 Spec. 18 Var. Besonders bemerkenswert tritt die Zahl der Varietäten 15 des Genus *Unio* hervor, die sämtlich in den Seen vorkommen. Zu den seltenen Vertretern gehören die *Vivipara* (in 2 Seen Tab. III), *Bythinella* (in 1 See), *Calyculina*, *Bythinia*, *Physa*, *Ancylus* und *Succinea*-Formen.

Diese Vergleichenungen sind ohne Rücksicht auf die Anzahl der untersuchten Seen gemacht. Obschon die Wassergebiete in denen eine größere Zahl von Seen bisher erforscht wurden, in Wirklichkeit auch die an Seen reicheren und an Oberflächenausdehnung größeren Gebiete sind, so ist es immerhin von Wert die Zahl der Seen jedes Wassergebietes in Relation zu bringen.

Tabolle I.

Vertretung der Genera

nach Species und Variet. in den 4 Flussgebieten

nach Species und Variet.															
in den 4 Flussgebieten															
	Spec.	Var.	Er.	Spec.	Var.	Er.	Spec.	Var.	Er.	Spec.	Var.	Er.	Spec.	Var.	Er.
1	—	—	—	1	1	4	4	6	2	8	5	1	5	5	7
2	—	—	—	1	1	3	3	2	—	3	1	2	—	11	3
3	—	—	—	1	—	—	—	2	—	—	—	4	2	—	4
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1
5	4	1	—	6	5	1	1	6	1	—	20	14	—	—	27
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	—	—	—	4	1	—	—	4	1	—	5	1	1	1	7
8	1	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
9	—	—	—	2	1	1	1	1	—	—	1	—	—	—	2
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
12	3	—	—	5	3	1	1	6	1	7	5	8	1	16	9
13	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
14	—	—	—	4	4	1	1	7	1	—	—	—	—	—	1
15	—	—	—	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	44
16	—	—	—	1	1	1	1	1	—	—	3	1	1	1	3
	9	1	—	34	14	14	11	36	6	18	14	65	28	36	29

Tabelle III.

Regionen in Metern ü. Meer

[illegible]

Tabelle II.
Vertretung der Genera
nach

[illegible]

II. Untere Wald-Region. 670—1200.

iii. Untere Wald-Region. 670-1200.	
1,1020	Larxsee
2,1008	Jouzaee
3,1008	Brenetsee
4,100	Caumasee
5, 962	Poschlavossee
6, 828	Klönsee
7, 754	Brenetsee
8, 727	Egerisee

I. Thal-Region. Bis 670 Mt. ü. M.

[illegible]

Es geben sich danach folgende Verhältnisse kund:

I. Donaugebiet	6 Seen	9 Spec.	—	Var.	Eigene 1 Spec.	—	Var.
II. Pogegebiet	9	"	31	"	14	"	11
III. Rhonegebiet	10	"	36	"	18	"	6
IV. Rheingebiet	34	"	65	"	36	"	28

Daraus ist, nach dem gegenwärtigen Stand der Erforschung zu erkennen, dass aus den Seen des Rhonegebietes und des Pogegebietes relativ die meisten Arten und Varietäten bekannt sind. Das Pogegebiet hat in dieser Vergleichungsweise die größte Zahl eigener Species.

Für die Darstellung der vertikalen Verbreitung dient die Tabelle II.
(Tabelle II.)

58 Seen, die durch Mollusken belebt sind, verteilen sich in 5 Höhen-Regionen.

			Wassergebiete			
			Donau	Po	Rhone	Rhein
I. Thal-Region	bis 670	28 Seen	—	4	4	20
II. Untere Wald-Region	670—1200	8 "	—	1	1	6
III. Obere Wald-Region	1200—1800	9 "	4	1	1	3
IV. Alpine Region	1800—2300	7 "	—	2	1	4
V. Subnivale Region	2300—2700	7 "	2	1	3	1
Seenzahl: 59			6	9	10	34

Der Bitabergosee, obschon über 1800 Meter, musste, da er in ganz bewaldetem Thale, Bergell, liegt, in die III. Region eingereiht werden.

In der Thalregion, auf der Hochebene vom Genfersee bis zum Bodensee und in den sich in dieselbe eröffnenden Hauptthälern, sind demnach etwa 3 bis 4 mal so viel Seen auf Mollusken erforscht als in jeder der 4 oberen Regionen.

Die Tabelle enthält:

1. Die Vertretung der Genera nach Species- und Varietätenzahl in jedem See.
2. Die Gesamtzahl der Mollusken jedes Sees.
3. Die Zahl der Seen in denen Vertreter der Genera beobachtet wurden.
 1. In den Seen der obersten Region sind nur 1 Genus mit 1—2 Species vorhanden. In denen der alpinen Region mit Ausnahme des Partnunsees, 2 Genera mit je 1 Spec., fanden die Forscher bis jetzt nur eine Gattung mit einer Species. In der oberen Wald-Region sind 6 Genera und in der unteren Wald-Region 7 Gattungen anwesend. Die Thal-Region hat alle 14 Gattungen.
 2. Aus den größten Seen, mit Ausnahme des Vierwaldstättersees, kennen wir die größten Anzahlen, so aus dem Genfersee 29 Spec. 13 Var., Bodensee 21 Spec. 8 Var., Luganersee 16 Spec. 7 Var., Langensee, Zürichsee und Neuenburgersee je 15 Spec., Katzenssee 10 Spec. Die meisten Varietäten haben der Genfersee 13 und der Neuenburgersee 12.
 3. Die größte Verbreitung weisen die Genera *Pisidium* in 37 Seen, *Limnaea* in 27 Seen, *Anodonta* 21 Seen, *Planorbis* 18 Seen auf.

Das summarische Gesamtergebnis der Molluskenfauna der 54 Seen spiegelt sich in der dritten Tabelle.

(Tabelle III.)

Durch die europäische Hauptwasserscheide ist unser Land in einen größeren nördlichen, Rheingebiet und einen kleineren südlichen Teil, Rhone-, Po-, Etsch-

und Donau-Gebiet getrennt. Zählt man die Anzahlen der Mollusken der südlichen Wassergebiete zusammen, so resultiert das Verhältnis von:

Nördlicher Teil: 65 Spec. 36 Var. Eigene 28 Spec. 29 Var. 34 Seen, zu

Südlicher Teil: 58 „ 32 „ „ 18 „ 25 „ 25 „

Der nördliche Teil ist somit nach den bisherigen Kenntnissen absolut reicher; relativ, in Vergleichung zur Anzahl der Mollusken-bergenden Seen, mit Ausnahme der eigenen Species, etwas ärmer.

Die Darlegung der Verbreitung der Mollusken in den fließenden Gewässern und in den stehenden Gewässern anderer Natur als die Seen wird folgen.

L. Ganglbauer, Die Käfer von Mitteleuropa.

[„Die Käfer von Mitteleuropa“. — Die Käfer der österreichisch-ungarischen Monarchie, Deutschlands, der Schweiz, sowie des französischen und italienischen Alpengebietes. Bearbeitet von L. Ganglbauer, Custos-Adj. a. kk. Naturh. Hofmus. in Wien. — I. Bd. Familienreihe *Caraboidea*. Mit 55 Holzschnitten im Text. 557 S. Preis 10 Mark. — II. Bd. Familienreihe *Staphylinoidea*. 1. Teil *Staphylinidae* u. *Pselaphidae*. Mit 38 Holzschnitten im Text. 881 S. Preis 25 M. — Wien, Carl Gerold, 1892—95.]

Man hat von fachzoologischer Seite in den letzten Jahrzehnten die Entomologie vielfach als einen dem Dilettantentum verfallenen Zweig der Zoologie angesehen und ihren Publikationen verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Es war dies allerdings insoweit begründet, als ein großer Teil der Entomologen, auch der publizierenden, eigentlich nur leidenschaftliche Sammler oder Käufer von entomologischen Raritäten waren, bei deren wissenschaftlicher Bearbeitung sie sich auf eine oberflächliche Beschreibung der augenfälligsten Merkmale beschränkten, während ihnen die Gesichtspunkte der vergleichenden Morphologie, Anatomie und Biologie fremd blieben. Zu den hervorragenden Werken, welche diese irrtümliche Auffassung gründlich zu widerlegen und der Entomologie auch in den Kreisen der Fachzoologen und Fachbiologen Achtung zu verschaffen geeignet sind, wird man auch Ganglbauer's „Käfer von Mitteleuropa“ rechnen müssen. Es ist ein echt wissenschaftliches Werk, das sich von den gewöhnlichen entomologischen Handbüchern vorteilhaft unterscheidet und als mustergiltig für die Behandlungsweise der systematischen Zoologie bezeichnet werden darf. Es ist auf sechs Bände projektiert, von denen die zwei ersten: (Band I: *Cicindelidae*, *Carabidae*, *Halipidae*, *Pelobiidae*, *Dytiscidae*, *Gyrinidae*, *Rhysodidae*; Band II: *Staphylinidae*, *Pselaphidae*) bereits erschienen sind.

Der Vorzug des Werkes besteht erstens in der allseitigen Berücksichtigung der Morphologie, die sich nicht bloß auf die Imagoform sondern auch auf die Larvenform erstreckt, wodurch das künstliche System einem natürlichen näher gebracht wird als durch die einseitige Berücksichtigung der Imagoform; zweitens in der Berücksichtigung der Biologie, indem kurze Angaben über die Lebensweise für die Imagines wie für die Larven beigelegt wurden, und zwar mit genauen Litteraturbelegen. Mit dieser Gründlichkeit verbindet das Werk auch praktische Brauchbarkeit, indem übersichtliche Bestimmungstabellen der Gattungen, Untergattungen und Arten außer den Diagnosen geboten werden. Die Diagnosen der Arten sind knapp gefasst, meist kaum ein

Drittel einer Seite umfassend und nach der natürlichen Verwandtschaftsreihe der Arten (nicht nach ihrer Reihenfolge in den Bestimmungstabellen) angeordnet.

Die Behandlungsmethode dürfte aus folgender Skizzierung der zweiten Familie (*Carabidae*) hervorgehen.

- 1) Kurze Angabe der Familienmerkmale für Imago und Larve (S. 19).
- 2) Gattungscharakteristik der Imago mit der ganzen äußeren Anatomie derselben (S. 19—26), durch 16 Holzschnitte erläutert. Sogar die Hafthaare an den Füßen der Carabiden werden (nach Simmermacher) beschrieben und abgebildet.
- 3) Kurze Angaben über die innere Anatomie der Carabiden.
- 4) Beschreibung und Entwicklung der Larven (S. 26—28), mit 6 Holzschnitten.
- 5) Einteilung der Familie, Artenzahl, Verbreitungsgebiet, Lebensweise (S. 28—30).
- 6) Uebersicht der 26 Tribus, zugleich Bestimmungstabelle derselben (S. 30—32).
- 7) Erste Subfamilie *Carabinae*, Erster Tribus *Carabini*. Charakteristik desselben, Bestimmungstabelle der Gattungen (S. 32 u. 33).
- 8) Erste Gattung *Calosoma*. Charakteristik der Imago sowie der bisher bekannten Larven. Artenzahl, Verbreitungsbezirk, Lebensweise (S. 33 u. 34).
- 9) Bestimmungstabelle der Untergattungen und Arten (S. 35).
- 10) Beschreibung der Arten in natürlicher Reihenfolge (S. 35—37).

Bzüglich des zweiten Bandes sei wegen des beschränkten Raumes dieses Referates nur noch bemerkt, dass der Verf. die namentlich in der Unterfamilie der *Aleocharinae* zu bewältigenden großen Schwierigkeiten glücklich überwunden hat. Auch in diesem Bande werden stets auch die Larven und die Lebensweise der Arten berücksichtigt. Besonders gut sind die biologischen Angaben bei den myrmekophilen Arten der Staphyliniden und der Peleophiden¹⁾.

Hoffentlich werden die anderen Bände dieses vortrefflichen Werkes bald folgen, das einen wesentlichen Fortschritt in der systematischen Entomologie bezeichnet.

Exaeten (Holland).

Wasmann.

1) Die Angaben Ern s  ber ein echtes Gastverh ltnis, das zwischen *Velleius dilatatus* und den Hornissen bestehen soll, hat G. nur mit Reserve wiedergegeben, und mit Recht. Ern s eigene Beobachtungen enthalten keine Begr ndung f r jene Angabe, und meine Beobachtungen  ber *Velleius* und seine Larven, die ich in Menge fand und zum Teil aufzog, scheinen zu beweisen, dass beide zu den feindlich verfolgten Einmiewern der Hornissennester geh ren, ebenso wie der verwandte *Quedius brevis* und seine Larve in den Nestern von *Formica rufa* und *Lasius fuliginosus*. *Velleius* und seine Larve halten sich im Mulm unterhalb des Nestes versteckt, und vermeiden sorgf ltig, die Aufmerksamkeit der Hornissen zu erregen. Die Larven sah ich besonders gerne tote Hornissen ausweiden. Auch alle morphologischen Eigent mlichkeiten von *Velleius* stehen in inniger Beziehung zu seiner F higkeit, sich an den Boden anzuschmiegen und schlangenartig gewandt ger uschlos sich zu bewegen. Kein einziges Moment deutet auf ein echtes Gastverh ltnis hin. Die ges gten F hler sind Geruchsorgane zum Aufsuchen neuer Hornissennester, deren Kolonien bekanntlich nur einj hrig sind.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band

15. Oktober 1895.

Nr. 20.

Inhalt: Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. — Popoff, Zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde. — Knauthe, Maximaltemperaturen, bei denen Fische am Leben bleiben. + .

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale
Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese.

Von **Curt Herbst**.

II. Hauptteil.

Die formativen oder morphogenen Reize.

Einleitung.

Nachdem ich in meiner ersten Mitteilung (Bd. XIV d. Zeitschrift) den Nachweis zu führen gesucht habe, dass bei dem Zustandekommen mancher ontogenetischer Prozesse „Richtungsreize“ eine große Rolle spielen, habe ich mir in dieser Abhandlung die Aufgabe gestellt, die Wirkung von „formativen oder morphogenen Reizen“¹⁾ in der

1) Die Begriffe des formativen Reizes und der formativen Reizbarkeit hat Virchow [71] im Jahre 1858 in die Wissenschaft eingeführt. Näheres ist hierüber bei Billroth [7 S. 14] nachzulesen. Letzterer bezeichnet mit vollem Rechte die morphologischen Veränderungen, welche die Stoffwechselprodukte von manchen pathogenen Mikroorganismen und die von Blattläusen, Gallwespen etc. an pflanzlichen Geweben hervorrufen, als formative Reize. Da übrigens diese letztere Ausdrucksweise für eine komplizierte Wortbildung sehr unpraktisch ist, so werde ich an ihrer Stelle auch die Worte „morphogener Reiz, morphogene Reizreaktion“ etc. gebrauchen; und was schließlich den Begriff des Wortes „Reiz“ selbst anlangt, so sei erwähnt, dass ich denselben ganz weit fasse und darunter überhaupt jede Ursache verstehe, welche an einem lebenden Organismus eine Folgeerscheinung ins Leben ruft, und zwar thue ich dies wegen des unerwarteten Charakters, welchen diese Folgeerscheinungen stets an sich tragen. Vergl. Driesch [17 S. 9].

Ontogenese wahrscheinlich zu machen. Alle Auslösungsursachen, welche in qualitativer Hinsicht bestimmt charakterisierte Gestaltungsprozesse einleiten, sollen hierbei als formative (morphogene) Reize bezeichnet werden. Wir haben demnach hierher zunächst alle jene Fälle zu rechnen, welche auf botanischem Gebiete von Pfeffer [45] unter dem Titel „Induktion spezifischer Gestaltung“ durch äußere Faktoren zusammengefasst werden. Hierher würden also diejenigen Gestaltungsprozesse gehören, welche durch ein äußeres Agens wie z. B. das Licht oder die Schwerkraft ins Leben gerufen werden.

An zweiter Stelle würden wir sodann einen Teil jener Erscheinungen dazu zu zählen haben, welche gewöhnlich als Korrelationen bezeichnet werden. Da mir häufig mit dem Gebrauche dieses Wortes eine gewisse Unklarheit verbunden zu sein scheint, so halte ich es für notwendig etwas näher auf dasselbe einzugehen. Welcher Begriff verbirgt sich hinter diesem Worte? — dies würde also die Frage sein, welche wir hier zunächst zu beantworten haben.

Ich glaube nun, dass wir das Richtige treffen, wenn wir alle jene Fälle, wo ein Organ ein anderes auf direktem Wege in seinem morphologischen Charakter beeinflusst, als Korrelationserscheinungen bezeichnen; und zwar hat man sich meiner Meinung nach diese Beeinflussung so vorzustellen, dass das eine Organ durch Berührung, durch einen spezifischen Stoff oder auf sonst einem materiellen Wege den Gestaltungsprozess des anderen auslöst. Wie also bei der Induktion spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren ein äußerer Reiz einen Bildungsprozess im Innern eines Organismus hervorruft, so geht bei der Korrelation dieser Anstoß von irgend einem Organe des Organismus selbst aus. Wir ersuchen daraus, dass die Ausdrücke Korrelation und Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren identische Begriffe sind.

Bei der Definition, welche oben von dem Begriff der Korrelation gegeben worden ist, möchte ich noch ein ganz besonderes Gewicht darauf legen, dass die morphologische Beeinflussung eines Organes durch ein anderes auf direktem Wege zu geschehen hat. Diese Worte sollen nämlich verhindern, dass Dinge mit einander vermengt werden, welche nicht zusammengehören.

Entfernt man z. B. an einem kultivierten Obstbaum alle jungen Früchte bis auf wenige, so lassen sich bekanntlich größere Früchte erzielen, als wenn alle Anlagen am Baume geblieben wären. Es liegt auf der Hand, dass diese Riesenfrüchte einfach dem Umstand ihre Entstehung verdanken, dass sich die Nährsubstanzen auf weniger Exemplare als sonst verteilt haben. Obgleich die abgeschnittenen Fruchtanlagen an dem Größerwerden der übrigen wenigstens insofern beteiligt sind, als sie keine Baustoffe mehr in Anspruch nehmen, so

wäre es doch vollkommen verkehrt, in diesem Falle von Korrelation zu sprechen, da die entfernten Früchte keinen direkten Einfluss auf die anderen ausgeübt haben, und da die Veränderung auch nur in einer Vergrößerung, aber nicht in der Auslösung eines spezifischen Gestaltungsprozesses bestand. Deshalb dürfen wir auch nicht jene Fälle zu den Korrelationserscheinungen rechnen, wo nach Entfernung des jungen Hauptblattes die Nebenblätter vergrößert werden, wie dies z. B. nach Goebel [24] bei *Vicia faba* der Fall ist. Wir wollen derartige Erscheinungen im Anschluss an Goebel [24] als Wachstums-kompensationen bezeichnen.

Eine scharfe Unterscheidung zwischen Kompensations- und Korrelationserscheinungen ist in vielen Fällen mit großen Schwierigkeiten verbunden, und zwar scheinen mir die Schwierigkeiten auf botanischem Gebiete besonders häufig zu sein. Einige Beispiele mögen dies illustrieren.

Dekapitiert man einen Spross oberhalb einer Kurztrieb- oder Dornenanlage, welche beide — falls der Dorn einen umgewandelten Spross und nicht etwa einen Blattstiel vorstellt — mit der Anlage eines Langtriebes identisch sind, so entsteht an Stelle des Kurztriebes resp. des Dornes ein Langtrieb. Den Grund für diese Aenderung des Schicksales der Knospe sieht man hierbei allgemein darin, dass normaler Weise der Langtrieb mit der Anlage des Kurztriebes in Korrelation steht und deren Auswachsen zu einem anderen Langtrieb verhindert. Mir scheint es jedoch zweifelhaft, ob man es hier wirklich mit einer Korrelation zu thun hat, da es nämlich absolut nicht ausgemacht ist, dass der Langtrieb selbst einen direkten Einfluss auf die Kurztrieb- oder Dornanlage ausübt, sondern da vielmehr die veränderte „prospektive Bedeutung“ der Anlage einfach in der Störung der allgemeinen Bedingungen des Systems z. B. in der Alterierung der Ernährungs-verhältnisse, welche mit der Entfernung des Sprosses notwendig verbunden sein muss, ihren Grund haben kann. Für die Richtigkeit der letzteren Auffassung würde die Thatsache sprechen, dass man aus Langtriebanlagen Kurztriebe auswachsen lassen kann, wenn man z. B. den mit Knospen besetzten Trieb eines Obstbaumes nach unten biegt¹⁾. Es ist klar, dass die verschiedenen Anlagen auch nach dieser Manipulation mindestens noch in denselben Lagebeziehungen zu einander stehen, dass aber die allgemeinen Bedingungen des Systems durch die entgegengesetzte Einwirkung der Schwerkraft gestört sein müssen.

Ebenso wenig begründet ist ein direkter Einfluss der Sprosse eines Baumes auf die Knospen, welche den Winter überdauern und im nächsten Frühjahr auszutreiben beginnen. Die äußeren Blätter dieser Anlagen werden hier bekanntlich zu den Knospenschuppen, welche zum Schutze

1) Vergl. hierzu Vöchting [72] und Goebel [24].

der übrigen dienen. Schneidet man einen Spross oberhalb einer solchen Winterknospenanlage ab, noch bevor die Knospenschuppen ausgebildet sind, so wächst bekanntlich das Auge noch in demselben Jahre aus und die Anlagen der Knospenschuppen werden zu richtigen Laubblättern (Goebel [22]).

Es kommt mir sehr unwahrscheinlich vor, dass wir es hier mit einem Fall echter Korrelation zu thun haben. Sollte nicht einfach die Alteration des Säftestromes das Auswachsen der Knospe veranlasst und die Ausbildung der äußeren Blätter zu den Knospenschuppen verhindert haben?

Selbst betreffs jener Beispiele, welche immer als typische Korrelationserscheinungen angeführt werden, bin ich mir im Zweifel, ob sie wirklich als solche anzusehen sind. Wird einer Tanne der Gipfelspross genommen, so richten sich 1 oder mehrere Seitenäste des Quirles allmählich senkrecht empor und ersetzen nach Verlauf einer gewissen Zeit den Hauptspross. Hierbei wird nicht nur der Diageotropismus in negativen verwandelt, sondern die ursprünglichen Seitenäste verzweigen sich nunmehr nach Art des Gipfelsprosses und weisen auch seine Anordnung der Nadeln auf. Ferner dürfte bekannt sein, dass nach Entfernung der oberirdischen Sprosse manche horizontal in der Erde wachsenden Rhizome emporwachsen, und dass infolge dessen die Anlagen, welche sonst zu schuppenartigen Gebilden geworden wären, regelrechte Laubblätter erzeugen (Goebel [22]). Auch bei der Kartoffel können die Anlagen der knollenbildenden Sprosse zum Emporwachsen aus der Erde und zur Bildung von Laubsprossen veranlasst werden, wenn man die oberirdischen Teile bei Zeiten wegschneidet. Dass in allen diesen Fällen die abgeschnittenen Teile selbst auf die Wachstumsweise der anderen einen direkten Einfluss ausüben, erscheint mir mehr als zweifelhaft. Höchst wahrscheinlich ist die Alteration des Systems, welche notgedrungen mit der Entfernung von Pflanzenteilen verbunden sein muss und welche auch noch in anderen Momenten als in einer Störung der Ernährungsverhältnisse bestehen kann, für die Veränderung der Wachstumsqualität verantwortlich.

Nach allen diesen Erörterungen können wir folgende Kategorien der Beziehung der Organe zu einander unterscheiden.

In die erste Kategorie gehören die Kompensationserscheinungen. Hier übt ein Organ (oder mehrere) auf die Größe eines anderen (oder mehrerer anderer) einen indirekten Einfluss aus.

Die zweite Kategorie wird durch die Alterationserscheinungen repräsentiert. Hier übt ein Organ auf die Wachstumsqualität eines anderen einen indirekten Einfluss aus z. B. durch Störung des Säftestromes.

Und die dritte Kategorie wird endlich von den echten Korrelationserscheinungen gebildet, bei denen ein Organ auf direktem

Wege etwa durch ein ihm eigenes Stoffwechselprodukt oder durch Berührung oder sonst wie ein anderes oder auch mehrere andere beeinflusst. Hierbei sind wieder zwei Unterabteilungen denkbar: Einmal kann nämlich nur die Größe eines Organes durch ein anderes auf direktem Wege beeinflusst werden und zum anderen kann sich diese Beeinflussung auch auf die Qualität erstrecken. Wir können die erste Unterabteilung passend mit dem Namen „quantitative“ und die zweite mit der Bezeichnung „qualitative Korrelationen“ belegen; und es dürfte klar sein, dass wir nur diese letzteren mit formativen resp. morphogenen Reizen identifizieren dürfen.

Aus Zweckmäßigkeitsgründen haben wir bei vorstehender Analyse der Abhängigkeitserscheinungen der Organe eines Organismus unter einander nur botanische Beispiele benutzt. Es dürfte jedoch zum mindesten sehr wahrscheinlich sein, dass sich auch auf tierischem Gebiete bei genauerer Kenntnis der verschiedenen morphologischen Abhängigkeitsverhältnisse Fälle für die 4 oben aufgestellten Abhängigkeitsgrade finden lassen würden.

Nach diesem notwendigen Exkurs, der etwas zur Klärung des Begriffes Korrelation beitragen sollte, wollen wir uns zunächst dazu wenden, eine Uebersicht über die Thatsachen zu geben, welche von den formativen Reizen bei Pflanzen und festsitzenden Tieren bekannt sind. Wir werden hierbei die äußeren formativen Reize (= Induktion spezifischer Gestaltung durch äußere Faktoren) und die inneren (= Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren) getrennt behandeln.

1. Teil. Die formativen (morphogenen) Reize bei Pflanzen und festsitzenden Tieren.

I. Spezielle Thatsachen.

A. Aeusserer formative Reize (Induktion spezifischer Gestaltung durch äussere Faktoren).

a) Die Wirkung des Lichtes. Photomorphosen¹⁾.

Wohl das älteste Beispiel für den Einfluss äußerer Faktoren auf die Entwicklung der Pflanzen bildet die von Mirbel in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts entdeckte Wirkung des Lichtes auf die Ausbildung des Thallus von *Marchantia*. Pfeffer [46] hat in den siebziger Jahren die Mirbel'schen Angaben wieder aufgegriffen und in einer genauen experimentellen Untersuchung bedeutend erweitert. Es waren die Brutknospen des genannten Lebermooses, welche sowohl von Mirbel wie von Pfeffer zu den Kulturen verwendet wurden. Die betreffenden Gebilde stellen kleine grüne Körperchen von linsenförmiger Gestalt vor, welche in zwei einander gegenüberliegenden Einbuchtungen zwei Sprossanlagen aufweisen. Letztere zeigen im Anfange

1) Dieses Wort ist von Sachs [60] eingeführt worden.

Brutknospen selbst abgeht. Sind nun die Brutknospen der Feuchtigkeit und dem Lichte ausgesetzt, so treiben die Sprossanlagen aus, und das Wichtige hierbei ist, dass immer die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite wird. Bedenkt man, dass letztere von der Unterseite grundverschieden ist, so geht daraus hervor, dass je nach der Beleuchtung aus denselben Zellen der Sprossanlage die verschiedensten Teile des Lebermoosthallus hervorgehen können.

Von großer Wichtigkeit ist noch die Thatsache, dass bereits nach 2—3 tägiger Einwirkung des Lichtes die Dorsiventralität unverrückbar bestimmt ist, obgleich dann eine morphologische Differenzierung in dem Gewebe der Sprossanlage noch nicht konstatiert werden kann. Würde man nunmehr die Thallusanlage in eine andere Lage zum Licht bringen, so würde sich trotzdem die ursprünglich stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite ausbilden. Die Dorsiventralität ist also bei den Lebermoosen inhärent, sie bedarf zu ihrer Entwicklung nur eines zeitlich beschränkten Anstoßes durch das Licht.

Auf sehr einfache Weise lässt sich die Abhängigkeit der Thallusausbildung von der Beleuchtung demonstrieren, wenn man die Brutknospen auf eine Nährlösung aussät und nur von unten Licht einfallen lässt. Nach den Angaben von Zimmermann [76] sollen sich dann auf der dem Wasser zugekehrten Seite die Spaltöffnungen, auf der oberen dagegen die eigenartigen violett gefärbten Schuppen und die Rhizoiden — letztere wenigstens zum größten Teil ¹⁾ — entwickeln. Auch bei der Entwicklung des Lebermoospflänzchens aus der Spore spielt das Licht eine große Rolle und zwar nicht nur deshalb, weil für das Zustandekommen der Keimung eine gewisse Lichtintensität notwendig ist, sondern auch weil hier ebenfalls die Dorsiventralität durch das Licht induziert wird. Die Feststellung dieser Thatsache an einer Anzahl von Marchantiaceengattungen verdanken wir Leitzgeb [34].

Demselben Forscher gelang auch der Nachweis, dass die Dorsiventralität der Farnprothallien durch das Licht hervorgerufen wird [35], indem die Archegonien und Rhizoiden sich stets aus einem Gewebepolster an der Schattenseite entwickeln, gleichgiltig ob dieselbe nach oben oder nach unten gekehrt ist. War bei den Marchantiaceen die Dorsiventralität nach einmaliger Induktion inhärent, so kann hier an den neuzuwachsenden Teilen des Prothalliums mit wechselnder Beleuchtungsrichtung die ursprüngliche Oberseite zur Unterseite oder umgekehrt gemacht werden. Der Lichteinfluss ist also hier zur Ausbildung der Dorsiventralität während der ganzen Wachstumsdauer des Prothalliums unentbehrlich.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für den Einfluss des Lichtes auf die

1) Wahrscheinlich spielt bei dem Auswachsen der Wurzelhaare neben dem Lichte die Feuchtigkeit eine gewisse Rolle.

Organbildung liefert die von Noll untersuchte Siphonoe *Caulerpa prolifera* Lamour [41]. Wie bekannt sein dürfte, besteht diese Pflanze aus einem rhizomartigen zylindrischen Hauptspross, welcher auf dem Substrat hinkriecht und in dasselbe hinein verzweigte Wurzelanschlüsse treibt, während auf der vom Substrat abgewendeten Seite blattartige Gebilde hervorsprossen. Wird ein solches Blatt — sit venia verbo — abgeschnitten und auf den Boden eines Aquariums gelegt, welches nur von oben Licht erhält, so entstehen bald auf der Oberseite eine ganze Anzahl Neubildungen, welche entweder nach oben zu Blättern auswachsen oder zu Rhizomen werden, die auf dem Substrat hinkriechen. Dass die Schwerkraft hierbei keine Rolle gespielt hat, lehren die Versuche, bei denen die abgeschnittenen Blätter nur von unten beleuchtet wurden. An den 12 zum Experiment verwendeten Blättern entstanden im Ganzen 196 Neubildungen, von denen sich auch nicht eine einzige auf der beschatteten Seite entwickelt hatte.

Auch die Versuche mit abgeschnittenen Rhizomteilen führten zu demselben Ergebnis, es sei jedoch hierzu noch bemerkt, dass gerade nach den Resultaten dieser Versuchsreihe zur Ausbildung der Wurzeln ein Kontaktreiz notwendig zu sein scheint. Die Entstehung dieser Organe ist also im Gegensatz zu den Blättern und Rhizomen zum mindesten nicht ausschließlich vom Lichte abhängig.

Einen ausgeprägten Einfluss übt das Licht dagegen nach Sachs [56] auf die Entstehung der Haftwurzeln des Epheu. Hat man nämlich einen Spross dieser Pflanze, der an einem senkrechten Stabe festgebunden ist, an ein Zimmerfenster gestellt, so sieht man, dass sämtliche Haftwurzeln an der dem Zimmer zugekehrten Schattenseite entstehen. Dreht man nun nach einiger Zeit den Blumentopf um, so dass die ursprüngliche Schattenseite des Epheusprosses dem Lichte zugekehrt ist, so entstehen die Wurzeln an dem neu hinzuwachsenden Stück an der Seite, welche jetzt dem Zimmer zugekehrt ist.

Ein ähnliches Verhalten zeigt nach Vöchting [72 S. 148 ff.] *Lepismium radicans*, eine Pflanze, welche zu der Cacteengruppe der Rhipsalideen gehört und zwei-, drei- oder selten vierkantige Sprosse besitzt, die mit unscheinbaren, schuppenartigen Blättchen besetzt sind und — falls sie nur zweikantig sind — häufig eine breite blattartige Form besitzen. Aus den Versuchen, welche mit solchen zweiflügeligen flachen Sprossen angestellt wurden, ergab sich, „dass jede der flachen Seiten fähig ist, Wurzeln zu bilden, dass die Seite aber, an welcher sie entstehen, jedesmal durch das einfallende Licht bestimmt wird. Der Einfluss des letzteren aber ist der Art, dass es die Bildung der Wurzeln an der von ihm getroffenen Seite unterdrückt, und dass dieselbe nur da vor sich geht, wo er am schwächsten ist“. Bei Abschluss des Lichtes entwickelten sich nämlich Wurzeln an beiden Seiten der flachen Sprosse.

Mit der Abhängigkeit der Blattstruktur von der Beleuchtung haben sich Frank [21], Stahl [67], Dufour [19] und andere beschäftigt.

Dem ersteren dieser drei Forscher verdanken wir die Feststellung der Thatsache, dass bei den Sprossen von *Thuja occidentalis* immer die stärker beleuchtete Seite zur morphologischen Oberseite wird, und dass diese Dorsiventralität nicht inhärent wie bei den Lebermoosen, sondern umwendbar wie bei den Farnprothallien ist. Wird nämlich ein Zweig um 180° gedreht oder wird seine Oberseite einfach mit einem schwarzen Tuch bedeckt, so wird an den neu hinzugewachsenen Partien die ursprünglich nach unten gewandte, jetzt aber dem Licht zugekehrte Seite zur morphologischen Oberseite, während die andere den Charakter der Unterseite annimmt. Auf die Bilateralität anderer Coniferen (der Tanne und der Eibe) werden wir in dem nächsten Abschnitt zu sprechen kommen, da an ihrem Zustandekommen die Schwerkraft die Hauptrolle spielt. Hier sei nur noch erwähnt, dass auch bei manchen Angiospermen (nämlich bei *Fagus*, *Begonia Schmidtii*, *Ervum* und *Anthyllis*) die Dorsiventralität nach Rosenvinge [52] durch das Licht ausgelöst wird.

Um eine ganz andere Art der Beeinflussung durch das Licht handelt es sich bei den Untersuchungen von Stahl und anderen Forschern. Es handelt sich hier nämlich um einen Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter von verschiedenen Pflanzen, welche an beiden Lokalitäten gedeihen können. Das beste Beispiel für diese Pflanzenkategorie liefert nach Stahl [67] die Buche, deren Blätter bei heller Beleuchtung dick und derb sind, ein mächtiges mehrschichtiges Palissadengewebe besitzen und selbst im sogenannten Schwammparenchym nur wenige Zellen aufweisen, deren Längsdurchmesser parallel zur Blattoberfläche orientiert ist. Im Gegensatz hierzu besteht das Schattenblatt „ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen“, welche mit ihren verlängerten Armen an einander stoßen und Lufträume zwischen sich lassen. Nur die oberste Zellschicht wird von trichterartigen Palissadenzellen gebildet, in welchen die Chlorophyllkörner „eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage“ einnehmen können, während in den Sternzellen, deren größte Ausdehnung zur Blattoberfläche parallel verläuft, sowohl Profil- wie Flächenstellung möglich ist. Hierzu kommt noch, dass die Wände der Oberhautzellen bei Sonnenblättern bedeutend derber als bei Schattenblättern sind, und dass bei letzteren die Interzellularräume eine größere Entwicklung als bei den ersten zeigen, indem sogar zwischen den trichterförmigen Palissadenzellen Lufträume vorhanden sind. Betrachtet man die Querschnitte eines Sonnen- und eines Schattenblattes von der Buche, so wird es einem infolge dessen zunächst kaum glaubhaft erscheinen, dass sie wirklich von Blättern derselben Pflanze herrühren.

Von Wichtigkeit ist noch, dass Stahl die durch den schattigen Standort bedingte Verminderung des Palissadengewebes für sehr zweckmäßig hält und zwar aus folgenden Gründen: Er hatte bereits früher [68] festgestellt, dass sich die Chlorophyllkörner bei intensiver Beleuchtung an denjenigen Zellwänden ansammeln, welche parallel zu den einfallenden Lichtstrahlen orientiert sind; sie nehmen Profilstellung ein — wie er sich ausdrückt. Ist dagegen die Beleuchtung schwächer, so sind die Chlorophyllkörner an den Wänden zu finden, auf welche die Lichtstrahlen senkrecht einfallen, weshalb er in diesem Falle von Flächenstellung spricht. Nun ist klar, dass für die Flächenstellung und eine damit verbundene größtmögliche Ausnutzung des geschwächten Lichtes die Palissadenzellen nicht, wohl aber jene Zellen geeignet sind, deren größter Durchmesser parallel zur Blattoberfläche verläuft und auf den einfallenden Strahlen senkrecht steht. Man kann also sagen, dass jene Pflanzen, bei deren Blättern das Palissadengewebe zu Gunsten des Schwammparenchyms an schattigen Lokalitäten vermindert wird, auf die schwächere Lichtintensität zweckmäßig reagieren können. Selbstverständlich darf man nicht erwarten, dieses Reaktionsvermögen bei allen Pflanzen anzutreffen, denn es gibt Pflanzen, welche an sonnigen Plätzen gedeihen, aber trotzdem einen ähnlichen Assimilationsapparat wie Schattenpflanzen besitzen. Hierzu gehören nach Stahl unter anderen zahlreiche Irideen, Liliaceen und Orchideen z. B. *Epipactis palustris*.

Im Jahre 1887 nahm L. Dufour [19] die von Stahl begonnenen Untersuchungen wieder auf und legte in einer umfangreichen Arbeit die Resultate derselben nieder. Er konnte zwar auch den Stahl'schen Befund von der mangelhaften Ausbildung des Palissadengewebes bei schwacher Beleuchtung bestätigen, doch gibt seine Arbeit der ganzen Frage meiner Meinung nach eine andere Wendung. Es stellte sich nämlich heraus, dass die Pflanzen in der Sonne in allen ihren Teilen weit kräftiger waren, und dass alle Gewebe einen höheren Entwicklungsgrad als im Schatten erreichten; ja auch der Gehalt an Chlorophyll, Stärke und oxalsaurem Kalk erwies sich bei Sonnenblättern weit bedeutender als bei solchen, welche von schattigen Orten stammten. Die gesamte Lebensthätigkeit der Pflanze ist also an schwach beleuchteten Lokalitäten vermindert, und man könnte daraus schließen, dass die veränderte Blattstruktur der Schattenpflanzen überhaupt keine direkte Wirkung des Lichtes ist, sondern sich aus der durch den Lichtmangel geschwächten Assimilationsenergie erklärt. Von einem „Zurücktreten des Palissadengewebes zu Gunsten des Schwammparenchyms“ könnte also deshalb nicht wohl die Rede sein, da ja eben bei schwacher Beleuchtung alle Gewebe weniger entwickelt sein sollen.

Ich bin überzeugt, dass die meisten der morphologischen Unterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern in der geschwächten Assimilationsthätigkeit ihren Grund haben, doch glaube ich auch, dass

ein direkter Einfluss des Lichtes wenigstens bei der Gestalt und Anordnung der Zellen des Mesophylls vorliegt. Hierin bestärkt mich namentlich eine Angabe von Pick¹⁾, der im Anschluss an die erste Arbeit von Stahl den Gegenstand ebenfalls untersucht hat. In den Stielen der Sonnenblätter einiger Pflanzen (z. B. bei *Jasminum fruticans*) findet sich nämlich eine mehrreihige Schicht von Zellen vor, welche im radialen Sinne verlängert sind und deshalb als Palissadenzellen bezeichnet werden können. Das Wichtige hierbei ist nun aber der Umstand, dass der Längsdurchmesser dieser Zellen auf der Stieloberfläche nicht senkrecht steht, sondern mit ihr einen Winkel bildet, der mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen ungefähr übereinstimmt. Sollte aus dieser Thatsache nicht ein direkter Einfluss des Lichtes auf die Zellen des Assimilationsgewebes herauszulesen sein?

Weit deutlicher tritt freilich der Einfluss des Lichtes auf die Organbildung in jenen Beispielen hervor, welche im folgenden noch zur Sprache kommen sollen. Das erste betrifft die Bildung der Kartoffelknollen, bei welcher sich nach Vöchting [73] der Lichteinfluss derart äußert, dass das Licht sie verhindert, die Dunkelheit dagegen sie begünstigt. Durch künstliche Verdunkelung kann deshalb auch an oberirdischen Sprossen Knollenbildung hervorgerufen werden. Ein Gegenstück zu der Entstehung des Kartoffelknollen liefert nach den Untersuchungen desselben Forschers die Beeinflussung der Blütenbildung vieler Pflanzen durch verschiedene Helligkeitsgrade. Es stellte sich hierbei heraus, dass beim Sinken der Lichtintensität unter ein Minimum die Größe der ganzen Blüten oder einzelner ihrer Teile abnimmt und dass bei weiterem Sinken schließlich ihre Bildung vollständig unterbleiben kann. Von Wichtigkeit ist hierbei noch der Umstand, dass die verschiedenen Teile der Blüten in sehr differenter Weise von der verminderten Beleuchtung affiziert werden. Die Geschlechtsorgane bedürfen nämlich zu ihrer Entwicklung einen weit geringeren Helligkeitsgrad als die Krone, und bei *Mimulus Tilingi* zeigte sich sogar ein sehr großer Unterschied in den einzelnen Teilen der Blumenkrone, indem die Oberlippe weit rascher als die Unterlippe an Größe reduziert wurde. Abgesehen von allen anderen zur Blütenbildung notwendigen Bedingungen ist also zum Inthätigkeitssetzen aller Blütenbildungsmechanismen eine gewisse optimale Beleuchtungsintensität notwendig, welche also in den Fällen, wo sie zu den anderen bereits vorhandenen unentbehrlichen Bedingungen hinzukommt, als Auslösungsursache der Blütenbildung zu betrachten ist²⁾. An dritter Stelle sei sodann noch

1) Litteraturangabe conf. bei Dufour [18].

2) Auf die Beziehung zwischen mangelhafter Beleuchtung und Kleistogamie (*Linaria spuria*) und zwischen der ersteren und dem Anfachen des vegetativen Lebens (*Mimulus Tilingi*) kann hier nicht näher eingegangen werden. Man vergl. hierzu Vöchting's eigene Arbeit [74].

an die Untersuchungen von Goebel [22] erinnert, nach denen es bei manchen Rhizomen vom Lichte abhängt, ob aus einer Anlage ein schuppenartiges Niederblatt oder ein echtes Laubblatt entstehen soll. Werden z. B. die unterirdischen Stolonen von *Circaea lutetiana* gezwungen, sich im Lichte zu entwickeln, so entstehen an Stelle der Schuppenblätter grüne Laubblätter. Uebrigens tritt dies auch bei den Rhizomen ein, welche entweder selbst nach einer gewissen Zeit aus der Erde emporwachsen oder hierzu durch die Entfernung der oberirdischen Sprosse veranlasst werden.

Schließlich dürfen wir nicht unterlassen, auf die wichtigen Untersuchungen E. Stahl's „über den Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetensporen“ in etwas ausführlicherer Weise zu sprechen zu kommen, da die Kenntnis der Resultate dieser Arbeit für den entwicklungsmechanischen Forscher auf zoologischem Gebiete von großer Bedeutung ist [66].

Es sei zunächst bemerkt, dass die Sporen der Equiseten — Stahl benutzte die von *E. limosum* und *E. variegatum* — kuglige, anfangs gleichmäßig dunkelgrüne Zellen sind, deren Entwicklung damit beginnt, dass sie durch eine uhrglasförmige Scheidewand in zwei ungleich große Tochterzellen zerklüftet werden: „in eine kleinere, linsenförmige, spärlichen Chlorophyllinhalt führende Wurzelhaarzelle, die bald darauf zu einem langen Wurzelhaar auswächst und eine große dunkelgrüne primäre Prothalliumzelle, aus welcher das Prothallium hervorgeht“. Stahl konnte nun durch geeignete Versuche unzweifelhaft feststellen, dass die Richtung der ersten Teilung durch den Gang der Lichtstrahlen bestimmt wird. Bei einseitiger Beleuchtung sondert sich nämlich der anfänglich gleichmäßig grüne Inhalt der Spore in eine der Lichtquelle zugekehrte chlorophyllreiche und eine von ihr abgewandte chlorophyllarme Partie; die Kernspindel stellt sich mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Strahlen ein und die Folge davon ist, dass die erste Furche senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen steht und die Trennung in die dunkelgrüne Prothallium- und die weniger gefärbte Wurzelhaarzelle bewirkt.

Zum Ablauf der Entwicklung ist das Licht nicht unbedingt notwendig, da die Keimung auch in der Dunkelheit — wenn auch etwas langsamer als im Lichte — vor sich geht. Letzteres bestimmt also nur die Richtung der ersten Teilung und damit die Lage von Wurzel- und Prothalliumzelle.

Hiernach ist es klar, dass bei fortwährendem Wechsel der Beleuchtungsrichtung die Teilung der Sporen alteriert oder gar verhindert werden kann. Das Experiment, welches zu diesem Zwecke angestellt wurde, bestätigte diese Schlussfolgerung auf das vollkommenste, denn von Sporen, welche 5 Tage lang auf einem Rotationsapparat einseitiger Beleuchtung ausgesetzt worden waren — während der Dunkelheit waren

sie in einem kalten Raum gestellt worden, um ihre Weiterentwicklung zu verhindern — blieben die meisten ungeteilt und hatten sich nur manche zu entwickeln begonnen und zwar meist in abnormer Weise, indem sie in zwei gleich große und gleich grüne Zellen zerfallen waren.

Aus dieser Schilderung der Stahl'schen Befunde scheint mir deutlich hervorzugehen, dass wir es in diesem Falle nicht mit einer eigentlichen Photomorphose, d. h. nicht mit einer vorläufig noch unerklärbaren morphologischen Reizwirkung des Lichtes, sondern mit einer heliotaktischen Erscheinung zu thun haben. Durch das einseitig einfallende Licht ordnen sich die Substanzen der Spore in eine grüne, positiv phototaktische Partie und in eine chlorophyllarme negativ phototaktische. Die morphologische Differenzierung scheint somit nur indirekt durch das Licht beeinflusst zu werden, indem die Bildung des Prothalliums an die erste der beiden Substanzen, die des Wurzelhaares dagegen an die zweite gebunden ist. Es wäre zur Beurteilung dieser Auffassung wichtig zu erfahren, was aus jenen Sporen wird, welche sich auf dem Rotationsapparat in zwei gleich große und gleich grüne Zellen teilen. Stahl selbst scheint leider die Weiterentwicklung solcher Sporen nicht verfolgt zu haben. —

Auf zoologischem Gebiete ist der Einfluss des Lichtes auf den Ort der Organbildung bei Hydroidpolypen von Driesch [14] nachgewiesen worden, und zwar konstatierte derselbe, dass bei *Sertularella polyzonias*, welche im Aquarium an Stelle von Personen Stolonen erzeugte, die Stolonen zweiter und höherer Ordnung immer an der Lichtseite des Mutterstolo entstanden.

b) Die Wirkung der Schwerkraft. Barymorphosen.

Ein gutes Beispiel für den Einfluss der Schwerkraft auf den Ort der Organbildung verdanken wir wieder Leitgeb [35]. Derselbe stellte nämlich an *Marsilia*, einer heterosporen Filicinee fest, dass die Schwerkraft hier zum Teil mitbestimmt, aus welchem Teil des Eies die Stammhälfte und aus welchem die fuß- und wurzelbildende Partie hervorgeht. Das Gesamtergebnis seiner Untersuchungen fasst Leitgeb mit folgenden Worten zusammen: „Die Lage der ersten Teilungswand im Embryo von *Marsilia* ist insoweit eine ganz bestimmte und von äußeren Einflüssen unabhängige, als sie in jedem Falle die Archegonaxe in sich aufnimmt; es ist dieselbe aber um die letztere drehbar und nimmt, sobald die Archegonaxe aus der Vertikalen heraustritt, die Lage ein, dass der Embryo in eine obere (zenithwärts gekehrte) Stamm-(epibasale) Hälfte und eine untere fuß- und wurzelbildende (hypobasale) zerlegt wird“ (l. c. S. 227).

Der Einfluss der Schwerkraft auf den Entstehungsort der Organe ist also in diesem Falle ein beschränkter, indem die vier ersten Organe

des Embryo stets dieselbe Lage zu einander und zu der Makrospore aufweisen. Der Stammscheitel und der sogenannte Fuß des Embryo sind nämlich stets der Spore zugekehrt, und es gelingt nicht, die beiden Organe an der gegenüberliegenden, dem Archegonhals zugekehrten Seite des Embryo entstehen zu lassen. Eine Einwirkung der Schwerkraft auf die Organbildung ist deshalb an senkrecht nach oben oder nach unten gewachsenen Archegonien vollkommen ausgeschlossen.

Die weiteren Untersuchungen Leitgeb's, welche entscheiden sollten, ob seine Befunde bei *Marsilia* auch bei anderen Farnen Geltung haben, führten zu einem negativen Ergebnis. „Die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen ist nur durch seine Lage im Prothallium und Archegone bestimmt und von der Schwerkraft durchaus unabhängig“ — so lautet das Resultat (l. c. S. 22).

Einige andere Fälle, in denen die Schwerkraft einen Einfluss auf den Ort der Organbildung ausübt, sind von Sachs [57] in seinen Untersuchungen „über Stoff und Form der Pflanzenorgane“ aufgedeckt worden.

An den langen, aber dünnen Wurzelfäden von *Thladiantha dubia*, einer Cucurbitacee, sind von Strecke zu Strecke haselnuss- bis kartoffelgroße Knollen eingereiht, welche den Tod aller oberirdischen und unterirdischen Organe der Pflanze im Herbst überdauern und im Frühjahr des nächsten Jahres neue Sprosse und Wurzeln hervortreiben. Das interessante hierbei ist nun, „dass die Sprossknospen ausschließlich an der während ihrer Entstehung oben (zenithwärts) liegenden Seite der Knolle sich bilden, und dass außerdem vermöge einer inneren Disposition das akroskope (nach der Wurzelspitze hin gerichtete) Ende der Knolle bei der Knospenbildung bevorzugt ist“. Es wirken hier also zwei verschiedene Ursachen zusammen, welche den Entstehungsort der adventiven Sprossvegetationspunkte bestimmen: „innere Ursachen bewirken, dass das nach der Wurzelspitze hinliegende Ende der Knolle vorwiegend zur Knospenbildung geeignet ist, während gleichzeitig die Einwirkung der Schwere es bedingt, dass die Knospen auf der vom Erdzentrum abgewendeten Seite der Knolle entstehen“ [56 S. 524].

Auch auf den Entstehungsort neuer Glieder an den länglichen-scheibenförmigen Sprossgliedern der Opuntie übt die Gravitation einen gewissen Einfluss aus. So beobachtete Sachs an einem Sprossglied mit übergeneigter Spitze, dass die neuen Glieder zwar auch wie gewöhnlich in der Nähe der Kanten, aber insgesamt auf der nach oben gekehrten Fläche entstanden. Ja nach 2 Jahren entwickelte sich ein neues Sprossglied mitten auf der oberen Fläche, ein Vorkommnis, welches normaler Weise nicht beobachtet werden dürfte. An einem umgekehrt mit der Spitze nach unten aufgestellten Opuntienstock konnte sodann nachgewiesen werden, dass die Bevorzugung der nach oben gekehrten Kanten und Flächen wirklich eine Wirkung der Schwerkraft ist.

Selbst bei Sprossen mit ausgeprägtem polaren Charakter lässt sich nach Vöchting [72] ein gewisser Einfluss der Schwerkraft auf den Ort des Auswachsens und der Entstehung neuer Knospen nachweisen. Es ist dies aber nur bei abnormen Lageverhältnissen und vor allem dann möglich, wenn die Sprosse mit ihrem akroskopischen Ende senkrecht nach unten gekehrt oder horizontal gelegt werden. Im ersteren Falle entstehen nämlich auch Wurzeln weiter von der Basis entfernt und im zweiten wird beim Auswachsen der Knospen die Oberseite bevorzugt. Die Neubildung von Wurzeln ließ sich sehr gut an horizontal gelegten Sprossen von *Heterocentron diversifolium*, einer krautigen Pflanze, beobachten. Hier entstanden an der nach unten gekehrten Seite eine ganze Anzahl neuer Wurzeln, welche freilich fast immer später als der Wurzelkranz an der Basis auswuchsen und auch in der Regel kürzer blieben. Ganz und gar war also die Polarität durch die Einwirkung der Schwerkraft nicht überwunden worden, obgleich sogar ihr Einfluss am basalen Kranz zu erkennen war, indem auf der Unterseite zahlreichere und kräftigere Wurzeln vorhanden waren als auf der Oberseite.

Als Gegenstück zu den Ergebnissen der Vöchting'schen Untersuchungen mag hier der Resultate gedacht werden, welche Noll [41] an *Bryopsis muscosa* L., einer Siphonee, erlangt hat. Es sind dieselben für uns in zweifacher Hinsicht interessant. Einmal wurde auch hier wie in sämtlichen bis jetzt angeführten Fällen der Ort der Organbildung von der Schwerkraft bestimmt, indem an manchen Blattfiedern umgekehrt in den Sand gesteckter Stücke nach oben hin neue Fiederanlagen, nach unten dagegen Wurzeln hervorstachen. Sodann sind die Noll'schen Versuche aber noch deshalb von Wichtigkeit für uns, weil sie zeigen, dass auch die Qualität der Organe durch die Schwerkraft beeinflusst werden kann. An umgekehrten Pflanzen wuchsen nämlich die Spitzen des Hauptstammes und der untersten Seitenfiedern häufig direkt als Wurzeln weiter, und ebenso konnten gerade nach oben gerichtete Wurzeln in ihrer Weiterentwicklung zu Stämmchen werden. Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, dass diese Änderung des morphologischen Charakters durch die Schwerkraft nicht in allen Fällen beobachtet wurde, da sich manchmal die nach unten gerichtete Spitze des Hauptstammes senkrecht emporrichtete und ihren Charakter nicht aufgab.

Andere Beispiele für den Einfluss der Schwerkraft auf die Qualität der Organe liefern nach Sachs [57] die Rhizome von *Yucca* und *Dracaena*, welche horizontal oder senkrecht in die Erde hineinwachsen und neben ringförmigen, häutigen Niederblättern lange dünne Wurzelsäulen erzeugen. Wird eine solche Pflanze umgekehrt aufgestellt, so dass der oberirdische Laubspross nach unten gekehrt ist, so gehen aus den nach oben gekehrten Rhizomknospen regelrechte Laubsprosse her-

vor. Dieselben Organanlagen, welche in der ursprünglichen Stellung der Pflanze zu häutigen Niederblättern geworden wären, werden also nunmehr zu Laubblättern. Da die neuen Laubspresse unter der Erde entstehen, so geht daraus hervor, dass das Licht bei der Qualitätsänderung der Organe keine Rolle spielt.

Schließlich mag noch erwähnt werden, dass die Bilateralität mancher Sprosse durch die Schwerkraft induziert wird. So dürfte bekannt sein, dass die Dorsiventralität der Seitenäste mancher Coniferen (der Tanne und Eibe) durch äußere Faktoren, unter denen die Schwerkraft die Haupt-, das Licht dagegen die Nebenrolle spielt, hervorgerufen wird [Frank 21]. Man kann sich leicht hiervon überzeugen, wenn man den Seitenast einer Tanne vor dem Austreiben der Winterknospen um 180° dreht und in dieser Zwangslage festhält. Treibt nun im nächsten Frühjahr die Knospe aus, so grenzt die morphologische Oberseite des neuen Zuwachses an die Unterseite der gedrehten älteren Zweigteile.

Nach Rosenvinge [52] wird auch die Bilateralität der Sprosse einiger Angiospermen (*Pisum* und *Vicia faba*) durch die Gravitation verursacht.

Auf zoologischem Gebiete ist der Einfluss der Schwerkraft auf den Ort der Organbildung bei Hydroidpolypen von Loeb [36] und Driesch [15] nachgewiesen worden. Der erstere dieser beiden Forscher deckte bei *Antennularia antennina* die wichtige Thatsache auf, dass die Stolonen bei jeder beliebigen Lage des Muttersprosses an der nach abwärts gekehrten, die neuen Polypenpersonen dagegen an der zenithwärts gewandten Seite entstanden. Driesch machte dagegen seine Beobachtungen an einer nicht näher bestimmten *Sertularella*-Form, welche im Aquarium an Stelle von Personen Stolonen produzierte. Der zuerst gebildete Stolo erwies sich hierbei in Bezug auf Licht und Schwerkraft richtungslos, obgleich eine Tendenz zum Horizontalwachsen vorhanden war; die Stolonen höherer Ordnung entstanden dagegen stets an der nach oben gewendeten Seite des zuerst gebildeten; der Ort ihrer Entstehung wurde also durch die Schwerkraft bestimmt.

Obgleich es allgemein bekannt sein dürfte, so dürfen wir endlich doch nicht unerwähnt lassen, dass Pflüger [51] vor nunmehr 12 Jahren durch zahlreiche Experimente erwiesen zu haben glaubte, es werde nicht nur die Richtung der Teilungsebenen bei der Furchung, sondern auch der Entstehungsort der Organe durch die Schwerkraft auf eine zur Zeit unverständliche Weise beeinflusst. Pflüger dachte sich diese Beeinflussung durch die Gravitation offenbar als eine formative Reizwirkung, wie sie schon vor ihm auf botanischem Gebiet bekannt waren. Durch die Untersuchungen von Born [9] und Roux [54] wurde aber bald darauf festgestellt, dass von einer derartigen formativen Wirkung

seitens der Schwerkraft nicht die Rede sein könne¹⁾, sondern dass sich die Pflüger'schen Resultate einfach derart erklären, dass durch die Zwangslage zwar die Eirinde fixiert wird, dass sich aber innerhalb derselben die verschiedenen Substanzen nach ihrem spezifischen Gewicht so umlagern, dass der Bildungsdotter mit dem Kern stets wieder nach oben, der Nahrungsdotter nach unten zu liegen kommt. Auch auf die Teilung anderer Eier vermag die Schwerkraft nach den Hertwig'schen Befunden [28] keinen Einfluss auszuüben.

Angesichts dieser endgiltigen Wiederlegung der von Pflüger behaupteten gestaltenden Wirkung seitens der Gravitation auf das tierische Ei muss sich uns die Frage aufdrängen, ob die oben erwähnte Beeinflussung der Organbildung durch die Schwerkraft bei der Keimung der *Marsilia*-Sporen nicht auch weiter nichts als eine hydrostatische Erscheinung ist. Wäre es nicht möglich, dass sich innerhalb der Sporenhülle — ähnlich wie beim Froschei — die verschiedenen Eissubstanzen nach ihrem spezifischen Gewicht ordnen, und dass die Bildung des Stammteiles an die spezifisch leichtere Eissubstanz, die der Wurzel und des Saugorganes aber stets an die schwerere gebunden ist? Meine Antwort hierauf ist die, dass mir diese Möglichkeit nach der Leitgeb'schen Darstellung vollkommen ausgeschlossen zu sein scheint und zwar aus folgenden Gründen: Erstens wird nämlich die Richtung der ersten Teilung, durch welche der stammbildende Teil von dem fuß- und wurzelbildenden getrennt wird, nicht allein durch die Schwerkraft, sondern auch durch die Lage der Archegonaxe bestimmt, durch welche sie nach Leitgeb in jedem Falle hindurch gehen muss, und zweitens bleibt die Wirkung der Schwerkraft ganz aus, wenn die Archegonaxe senkrecht nach oben oder nach unten gekehrt ist, eine Thatsache, die sich übrigens aus dem zuerst angeführten Grunde von selbst versteht. Ist somit erwiesen, dass bei der Organbildung von *Marsilia* einfache hydrostatische Erscheinungen keine Rolle spielen, so ist doch auch sicher, dass die Schwerkraft nicht allein die Orte der Organanlagen am Embryo des genannten Farnkrautes bestimmt, sondern dass hierbei offenbar noch andere Reizursachen beteiligt sind. Hoffentlich werden erneute Untersuchungen uns die Kenntnis der letzteren verschaffen.

e) Die Wirkung des Kontakts. Thigmomorphosen.

Sehr einfach und klar liegen die Verhältnisse in den Fällen, wo durch die Berührung mit einem festen Körper ein spezifischer Gestaltungsprozess ausgelöst wird, der beim Unterbleiben der Berührung überhaupt nicht in Erscheinung tritt. Ein sehr gutes und wohl das am längsten bekannte Beispiel liefern hierfür die Haustorien von *Cuscuta*,

1) An dieser Sachlage wird auch durch die neuen Experimente von O. Schulze [65] nichts geändert. Die Erörterungen, welche Roux [55] an den Schulze'schen Vortrag geknüpft hat, sind vollkommen zutreffend.

welche sich nach Mohl [40] an dem auf der Erde hinkriechenden Keimling erst dann bilden, wenn derselbe mit der Nährpflanze in Berührung gekommen ist. In vortrefflicher Weise sind in neuester Zeit von G. J. Peirce [42] des Näheren die Bedingungen studiert worden, welche bei der Entstehung dieser Saugorgane unbedingt erfüllt sein müssen. Der genannte Forscher konnte zunächst durch verschiedenartige Experimente unzweifelhaft feststellen, dass es wirklich der Kontakt ist, welcher die Haustorienbildung auslöst. Wird z. B. ein Zweig von *Cuscuta*, nachdem er sich 2 oder $2\frac{1}{2}$ Male um einen Spross der Wirtspflanze geschlungen hat, und noch bevor irgend eine Spur von Anschwellungen auf der konkaven Seite der Windungen zu sehen ist, vorsichtig losgelöst, so fährt er eine Weile zu winden fort und beginnt sogar Haustorien zu bilden, welche je nach der Dauer des Kontaktes eine größere oder geringere Ausbildung erfahren. Zur vollen Entwicklung kommen dieselben in diesem Falle aber ebenso wenig wie jene, welche nach Umwinden eines Glas- oder Holzstäbchens¹⁾ gebildet werden. Zu ihrer vollständigen normalen Ausbildung ist also neben dem Kontakt noch ein anderer Reiz notwendig, und ich glaube, nach den Untersuchungen von Peirce das Richtige zu treffen, wenn ich denselben in dem funktionellen Reize der Nahrungsaufnahme erblicke. Während also für die ersten Entwicklungsstadien der Kontaktreiz allein genügt, muss von einem bestimmten Zeitpunkt an zu demselben noch jener Reiz hinzukommen, welcher mit dem Ausüben der Nahrungsaufsaugung verbunden ist. Die eigentümliche Reizbarkeit, auf Kontakt hin die Bildung von Haustorien einzuleiten, ist übrigens nicht auf eine bestimmte Seite des Zweiges beschränkt, sondern rings um denselben gleichmäßig verteilt: Wird nämlich ein gerader Spross von *Cuscuta glomerata* zwischen zwei Bohnenblättern kultiviert, so sendet derselbe nach beiden Seiten seine Saugorgane in die Blätter hinein.

Nach den neuen Untersuchungen von Büsgen [10] werden ferner die verschieden gebauten Appressorien zahlreicher parasitischer Pilze, welche das Anheften dieser letzteren an den Wirtspflanzen bewirken, durch einen Kontaktreiz hervorgerufen, und zwar ist hier nicht nur die Berührung mit dem Wirt, sondern überhaupt jeder Kontakt mit einem festen Körper von Erfolg. Im Gegensatz zu diesen äußeren Haftorganen sollen dagegen die Haustorien d. h. jene Fäden, welche in das Innere des Wirtes eindringen, nicht durch einen Berührungsreiz entstehen, was früher von Frank in seinem Lehrbuch der Botanik behauptet worden war; gewisse Beobachtungen an Erysiphe machen

1) Die Keimschläuche von *Cuscuta* treffen ein gewisses Auswahlvermögen in dem sie nicht um trockene Stützen, wie Holz- und Glasstückchen winden. Die Zweige der erwachsenen Pflanzen haben jedoch diese Eigenschaft eingebüßt, da dieselben in gleicher Weise trockene und feuchte Objekte umschlingen, selbst wenn sie von der Mutterpflanze abgetrennt sind. Vgl. Peirce l. c. p. 78.

es Büßgen vielmehr wahrscheinlich, dass dieselben — zum mindesten bei diesem Pilze — durch einen chemischen Reiz von seiten der Wirtspflanze aus den Haftorganen gleichsam hervorge lockt werden.

Ebenfalls zu den Thigmomorphosen müssen sodann die Haftscheiben gerechnet werden, welche der gewöhnliche wilde Wein (*Ampelopsis hederacea*) bei Berührung mit einer Wand an den Enden seiner negativ heliotropischen Ranken entwickelt. Es ist von großem Interesse, dass eine andere Art von *Ampelopsis* (*A. Veitchii*) — wie bereits Mc Nab (cf. Darwin [13] S. 112) erkannte — an ihren Ranken kleine kuglige Anschwellungen bekommt, ehe die Berührung mit einer Fläche stattgefunden hat. Die betreffenden Scheiben nehmen nach einem Kontakt zwar an Größe zu, flachen sich saugscheibenartig ab, und entwickeln an der berührten Seite zahlreiche Haare, sie sind aber schon vorher — und das ist das Wichtige — vollkommen deutlich angelegt. Ich habe mich selbst durch eigene Beobachtungen von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen können. Während also bei der einen *Ampelopsis*-Art ein äußerer Induktionsreiz die Bildung der Haftorgane auslöst, wird bei der anderen die gleiche Wirkung durch eine vorläufig unbekannte innere Ursache erzielt. Nach den Untersuchungen von Darwin [13] werden auch an den hakenförmigen Rankenspitzen von *Bignonia capreolata* Haftscheiben durch einen Berührungsreiz erzeugt. Bringt man einen mit Flachs oder Moos umwickelten Stab in die Nähe einer Ranke, welche — nebenbei bemerkt — gleich den Ranken von *Ampelopsis* negativ heliotropisch ist, so ergreifen die kleinen hakenförmigen Spitzen die Fasern, legen sich um einzelne oder um ein kleines Bündel fest herum und beginnen an ihrer inneren Fläche stark anzuschwellen, so dass nach einigen Tagen ein unregelmäßiges kugliges Polster gebildet ist. Da die Oberfläche dieses Polsters klebrig ist, so bleiben die Flachsfasern oder die dünnen Moosstämmchen leicht daran haften; die Wucherung führt dann an den Seiten dieser festgeklebten Fasern fort zu wachsen, so dass die letzteren nach einiger Zeit ganz im Innern der Haftscheibe eingeschlossen sind. An glatten Stäben kommt nach Darwin die Bildung der Scheiben gewöhnlich nicht vor, doch konnte er einmal eine solche an einer Ranke entstehen sehen, die sich um einen Stab von $\frac{1}{2}$ Zoll Durchmesser geschlungen hatte. Bei *Haplophium*, einer anderen Bignoniacee, besitzen nach Fritz Müller die Ranken bereits vor jeder Berührung glatte, glänzende Haftscheiben, die jedoch nach dem Haften an einem Gegenstand zuweilen bedeutend vergrößert werden (Darwin l. c. S. 79). Wir haben also hier einen ähnlichen Fall wie bei *Ampelopsis hederacea* und *A. Veitchii* vor uns.

Nach den Angaben von Naudin¹⁾ wird endlich auch an den

1) Litteraturangabe siehe bei Darwin [13].

Ranken von *Peponopsis adhaerens*, einer Cucurbitacee, die Bildung von Haftscheiben durch einen Berührungszreiz ausgelöst.

Auf zoologischem Gebiete ist bis jetzt nur ein einziges Beispiel von der auslösenden Wirkung des Kontaktes bekannt, und zwar ist dasselbe an den Hydroidpolypen *Margelis* und *Pennaria* von Loeb [37] aufgedeckt worden. Die Stämmchen dieser festsitzenden Tiere bringen nämlich überall da, wo sie mit einem festen Gegenstand in Berührung kommen, Stolonen hervor, sofern überhaupt an den betreffenden Stellen Neubildungen erzeugt werden. Es ist hierbei vollkommen gleichgiltig, ob die Berührung an basalen oder terminalen Teilen des Stückchens stattfindet; eine Polarität ist demnach nicht ausgebildet.

d) Die Wirkung des mechanischen Druckes und Zuges. Mechanomorphosen s. str. ¹⁾.

Die Wirkung von Druck und Zug auf das Wachstum und die Gewebeausbildung bei Pflanzen wurde in der neuesten Zeit von Hegler [26] auf die Veranlassung Pfeffer's [48] näher studiert. Der eine Teil dieser Untersuchungen, welcher sich mit dem Einfluss von spannenden Gewichten auf die Geschwindigkeit des Längenwachstums beschäftigt, geht uns in diesem Abschnitte nichts an; es sei nur nebenbei bemerkt, dass der von den Gewichten ausgeübte mechanische Zug das Wachstum nicht etwa beschleunigt, sondern im Gegenteil — wenigstens zu Anfang — verzögert ²⁾. Uns interessiert hier nur der Einfluss des Zuges auf die Tragfähigkeit und die Ausbildung der mechanischen Gewebe. Wurde an das hypokotyle Glied von *Helianthus*-Keimpflanzen, welches bei einem Zug von 160 g zerriss, ein Gewicht von 150 g gebunden, so vermochte das betreffende Organ nach zweitägiger Belastung bereits 250 g zu tragen, nach eintägiger Zugwirkung dieser letzteren Last hielt es sodann ein Gewicht von 300 g aus und nach einigen Tagen leistete es sogar einer Last von 400 g Widerstand. Durch die Inanspruchnahme ist also die Tragfähigkeit um ein bedeutendes erhöht worden, und zwar ist es meist die Verstärkung der mechanisch wirksamen Zellwände, welche diese Erhöhung ermöglichte.

Würde in dieser Verdickung der Zellwände der mechanischen Gewebe allein der Einfluss des Zuges bestehen, so wären wir nicht berechtigt, diese Leistung als eine formative Reizwirkung s. str. aufzufassen, denn es handelt sich ja in unserem Falle nur um die quantitative Ausbildung bereits vorhandener Gewebe, nicht aber um die Einleitung qualitativ neuer Bildungsprozesse. Nun hat aber Hegler nachgewiesen, dass unter dem Einfluss von Zug auch neue Festigungselemente entstehen können, welche für gewöhnlich in dem betreffenden

1) Ich gebrauche dieses Wort in einem weit engeren Sinne als Sachs [60].

2) Näheres über diesen Punkt ist bei Hegler [26] selbst sowie in der Mitteilung von Pfeffer [48] und in dessen Werk „Ueber Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen [49] nachzusehen.

Organe nicht vorkommen. „So fehlen bekanntlich im Blattstiel von *Helleborus niger* normalerweise Bastfasern, welche bei besagter Behandlung auftreten und bei starkem Zuge so reichlich werden, dass sie mächtige Sicheln um den Weichbast bilden. Gleichzeitig stellen sich in diesem Objekte formell ähnliche Sklerenchymfasern auf der Innenseite des Xylems ein und auch vermehrte Collenchymbildung trägt außerdem zur Verstärkung der mechanisch wirksamen Systeme bei (S. 639)“. Wir sind also wohl berechtigt, von einer formativen Reizwirkung des mechanischen Zuges zu reden, da in dem angeführten Beispiele nicht nur bereits vorhandene Elemente verstärkt und vermehrt, sondern auch neue Gestaltungsprozesse hervorgerufen werden, die ohne die Zugwirkung nicht stattgefunden hätten.

Es ist klar, dass die selbstregulatorische Verstärkung der Organe infolge der Inanspruchnahme eine große Rolle in der Natur spielt. So weist Pfeffer z. B. darauf hin, dass die Stiele schwerer Früchte mit steigender Gewichtszunahme der letzteren tragfähiger werden und dass die Zug- und Druckwirkungen des Windes ebenfalls zur Vermehrung der Widerstandskraft der Bäume und Sträucher beitragen dürften.

Wie in der kurzen Mitteilung Pfeffer's erwähnt wird, hat Hegler auch Experimente mit Ranken angestellt, welche sich bekanntlich nach dem Ergreifen einer Stütze stark verdicken und eine bedeutend größere Tragfähigkeit gewinnen; und zwar ist diese Verdickung nicht nur auf den Teil beschränkt, welcher die Stütze eng umwickelt hat, sondern sie erstreckt sich auch auf den zwischen Stütze und Ursprungsort an der Pflanze gelegenen Abschnitt. Es dürfte nach den Hegler'schen Experimenten wahrscheinlich sein, dass die Verdickung und Verholzung dieses letzteren Teiles durch den Zug der Pflanze selbst ausgelöst wird, während die Verdickung des um die Stütze gerollten Abschnittes eher durch den Druck, welcher durch das feste Umschnüren hervorgerufen werden muss, eingeleitet werden dürfte. Auch die Verdickung der von Treub [70] näher beschriebenen hakenförmigen Kletterorgane der Gattungen *Uncaria*, *Ancistrocladus*, *Luvunga* etc. sind hierher zu rechnen, wenn wir auch nicht genau wissen, ob hier zur Auslösung der Verdickung ein schwacher, eventuell mit Reibung verbundener Druck genügt oder ob hierzu die Inanspruchnahme seitens der an den Haken aufgehängten Pflanze nötig ist. Ueberhaupt scheinen mir vorerst noch zahlreiche Experimente nötig zu sein, bis man mit vollkommener Sicherheit entscheiden kann, welche Momente bei der Verdickung und Verholzung der Ranken und hakenförmigen Kletterorgane auslösend wirken. So wäre z. B. bei *Ampelopsis hederacea* genau zu untersuchen, ob die Verdickung des Rankenteiles, welcher zwischen dem Ursprungsorte an der Pflanze und den Haftscheiben liegt, durch den Zug der befestigten Sprosse bewirkt wird oder ob hier eine korrelative Ausbildung resp. „eine Fortpflanzung des Reizes“ — wie man gewöhnlich sagt — vorliegt.

Uebrigens sei noch erwähnt, dass wir bei der Richtigkeit der wahrscheinlicheren ersten Alternative sehr wohl von einer formativen Reizwirkung von Druck und Zug sprechen können, denn die „Verdickung“ besteht nicht nur in einer Verstärkung der bereits vorhandenen mechanischen Elemente, sondern es wird dabei sehr häufig die ganze Struktur der Organe verändert. Durch den Reiz können also neue Bildungsprozesse eingeleitet werden, die bei seinem Ausbleiben nicht stattfinden.

Während die Reizwirkungen von Druck und Zug auf pflanzliche Objekte erst in der neuesten Zeit auf die Veranlassung von Pfeffer eingehender studiert worden sind, sind bei Tieren schon längst ähnliche Vorkommnisse bekannt; und zwar finden wir sie unter jenen Erscheinungen, welche von Roux [53] unter dem Namen „funktionelle Anpassungen“ zusammengefasst worden sind. Handelt es sich hierbei freilich nur um die Vermehrung bereits vorhandener Elemente, wie bei der Verstärkung der Muskeln eines Turners, so ist es uns nicht erlaubt, von einer formativen Reizwirkung s. str. zu sprechen, da ja hier ein bereits vorhandener Gestaltungsprozess nur zu regerer Thätigkeit angefacht wird. Ja selbst in den Fällen, wo durch die Druck- und Zugrichtung die Anordnung der Bauelemente bedingt wird, wie z. B. in schief geheilten Knochenbrüchen¹⁾, haben wir es nicht mit einer formativen Reizwirkung in unserem Sinne zu thun, obwohl hier die innere Struktur des Organs affiziert wird; denn es erstreckt sich diese Beeinflussung der Struktur nur auf die Anordnung der Bauelemente, nicht aber auf die qualitative Beschaffenheit derselben. Um eine wirkliche formative Reizwirkung handelt es sich dagegen bei der Bildung der sogenannten Reit- und Exerzierknochen, wo durch das Andrücken der Oberschenkel an das Pferd und durch das Schultern und Anlegen des Gewehres die Elemente der Muskelscheiden, der Sehnen oder des intermuskulären Bindegewebes der Adduktoren der Oberschenkel resp. des *Musculus pectoralis* und *M. deltoideus* zur Produktion von Knochenplättchen angeregt werden können²⁾. Der Druckreiz löst also in solchen Fällen einen neuen Bildungsprozess aus, der bei Wegfall des Reizes ebenfalls ausgeblieben wäre. Es liegt auf der Hand, dass wir es also hier im Prinzip mit der gleichen Erscheinung zu thun haben wie oben bei *Helleborus niger*, wo der Reiz eines spannenden Gewichtes im Blattstiel eine äußerst reichliche Produktion von Bast-

1) Es ist Roux [53] gewesen, welcher in seiner bekannten Schrift „Der Kampf der Teile im Organismus“ zum ersten Mal den Versuch gemacht hat, die von G. Hermann Meyer aufgedeckte zweckmäßige Struktur der Knochen nebst vielen anderen inneren Zweckmäßigkeiten dem Verständnis näher zu bringen. Wir werden uns im zweiten Teil dieser Untersuchung eingehender mit der Roux'schen Ansicht zu befassen haben.

2) conf. Ziegler [75] I S. 246 u. II S. 258.

fasern erzeugte, welche normalerweise in dem betreffenden Organ nicht zu finden sind.

e) Die Wirkung chemischer Stoffe. Chemomorphosen.

Wohl die größte Bedeutung für eine kausale Auffassung der Formen dürften jene Bildungsprozesse haben, welche durch chemische Stoffe eingeleitet werden. Zwar lässt es sich in den meisten Fällen zunächst nur wahrscheinlich machen, dass es wirklich irgend ein chemischer Stoff ist, welcher formenauslösend wirkt, aber es gibt auch Beispiele, bei denen dies schon jetzt sicher ist. Ich meine hiermit die Gallen und namentlich jene, welche von den verschiedensten Insekten, besonders aber den Blatt- und Gallenwespen an pflanzlichen Organen hervorgerufen werden. So beobachtete Adler [1], dass die *Nematus Vallisnerii*-Wespe, welche ihre Eier mittels eines scharfen Stachels in die jungen Blättchen der Endtriebe von *Salix amygdalina* legt, in die Wunde das Sekret einer Giftdrüse fließen lässt. Die Wirkung dieses Sekretes soll bereits nach einigen Stunden an dem veränderten Aussehen des Blattes zu erkennen sein. Da nun außerdem die Ausbildung der Galle nach ca. 14 Tagen vollkommen beendet ist, die Larve aber dem Ei immer noch nicht entschlüpft ist, so ist es schon nach diesen Beobachtungen wahrscheinlich, dass in dem vorliegenden Falle die Gallenwucherung wirklich von dem Giftblasensekret veranlasst wird, und die alte, schon früher von Malpighi, und später wieder von Lacaze-Duthiers vertretene Ansicht hier also das Richtige trifft. Zur vollkommenen Sicherheit ist dieses Resultat aber erst durch die eingehende Untersuchung geworden, welche Beyerinck [4] über dieselbe Galle angestellt hat. Derselbe konnte nämlich feststellen, dass sich die Galle auch dann entwickelte, wenn von der Wespe in die Wunde nur ein Tropfen des zähflüssigen Giftblaseninhaltes¹⁾ aber kein Ei entleert worden war oder wenn man letzteres sofort nach der Ablage mit einer Nadel abgetötet hatte. Dass der mechanische Reiz des Stachels allein zur Gallenbildung genügt, ist aber dadurch ausgeschlossen, dass es andere Tenthrediniden gibt, welche ganz ähnliche Wunden wie *Nematus Vallisnerii* (syn. *Capreae*) an jungen Weidenblättern erzeugen können, ohne damit jedoch irgend welche Wucherungen zu veranlassen. So dürfte denn die chemische Natur des formativen Reizes im vorliegenden Falle sicher begründet sein. Dies ist nun aber auch in vielen anderen

1) Das „Gift“ von *Nematus Capreae* ist nach Beyerinck eine zähflüssige, durchsichtige Proteinsubstanz, ähnlich dem Gifte der Bienen, Wespen und Hummeln. Letzteres vermag übrigens nach den früheren Untersuchungen des genannten Forschers keine morphologischen Veränderungen an den jungen Geweben der Rosen und Eichen zu verursachen. Die Quantität des in die Wunde entleerten Giftes ist im Vergleich zur Größe der ausgewachsenen Galle gering: das „Gift“ hat also einen „enzymatischen“ Charakter (Beyerinck).

Fällen namentlich nach den Untersuchungen von Adler [1] und Beyerinck [4—6] nicht zu bezweifeln. In seiner ersten großen Arbeit „Ueber die Gallen einiger Cynipiden“ hat letzterer Autor die chemische Natur der Wirkung des Gallentieres an einer ganzen Anzahl Arten außer Frage gestellt. Freilich geht hier der formative Reiz nicht vom Muttertier sondern von der Larve aus; und zwar kann der Bildungsprozess schon eingeleitet werden, wenn die Larve die Eihülle noch gar nicht verlassen hat, eine Thatsache, die zugleich einen deutlichen Beweis liefert, dass es nicht der mechanische Reiz des Nagens seitens der Larve ist, welcher formenauslösend wirkt. Außerdem genügt nicht ein einmaliger Impuls, sondern es ist eine längere Einwirkung der Larve resp. ihres formativen Stoffwechselproduktes zur vollständigen Ausbildung der Galle nötig. Die letzten Stadien des Gallenwachstums können zwar auch ohne die Larve zu Stande kommen, stirbt letztere aber zu früh, so bleibt auch die Entwicklung des Cecidiums stehen [l. c. S. 178]¹).

Von den vorstehenden Beispielen abgesehen, könnte man mit Leichtigkeit noch eine ganze Anzahl Fälle anführen, wo die chemische Natur des gallenerzeugenden Reizes ebenfalls nicht zu bestreiten sein dürfte; und ich bin überzeugt, dass sich letzteres bei genauer Untersuchung auch in den meisten jener Fälle herausstellen dürfte, wo zur Zeit die Wirkung einer ausschließlich mechanischen Reizung seitens des Gallentieres noch nicht ausgeschlossen ist. Die chemische Natur des Reizes dürfte in Zukunft namentlich da nachgewiesen werden, wo es nicht nur zu einem energischeren Wachstum, sondern zur Entstehung eines komplizierteren Gebildes kommt.

Es ist für uns von Wichtigkeit alle die Fälle, wo es nur zu einer durch energischeres Wachstum verursachten Wucherungen kommt, von jenen zu unterscheiden, wo die von dem Sekret des Gallentieres affizierte Zellengruppe veranlasst wird, nicht nur mehr, sondern auch etwas anderes als sonst zu liefern. Gerade dieser letztere Umstand berechtigt uns, von einem formativen Reize bei der Entstehung der Gallen zu reden, obwohl es nach den Untersuchungen von Beyerinck feststeht, dass in den Gallen meist dieselben Elemente — zwar in eigenartiger Kombination und Anordnung — wie in der Nährpflanze vorkommen. Auf dieses „meist“ d. h. „nicht immer“ ist jedoch ein gewisser Nachdruck zu legen. Einmal gibt nämlich Beyerinck selbst zu, dass besonders die kompliziert gebauten Gallen von *Cynips kollari* und *C. gallae tinctoriae* mehrere Charaktere zu besitzen scheinen, welche normalerweise in der Wirtspflanze nicht zu finden sind, und zweitens ist es ausgemacht, dass in den pathologischen Bildungen, welche von

1) Diese bei den Cynipiden festgestellte Thatsache darf natürlich nicht verallgemeinert werden; es ist vielmehr sicher, dass die notwendige Einwirkungs-dauer bei den differenten Gruppen der gallenerzeugenden Tiere verschieden ist.

Brandpilzen (Ustilagineen) hervorgerufen werden, Zellen gebildet werden können, welche der befallenen Pflanze sonst fehlen. Ich denke hierbei an die Deformationen, welche nach Solms [66] von *Ustilago Treubii* an *Polygonum chinense* hervorgerufen werden und capillitium-artige Zellen aufweisen, die das Ausstreuen der Sporen des Brandpilzes besorgen. Wir haben es hier zwar mit einer pathologischen Bildung zu thun, welche von einem pflanzlichen Organismus an einem solchen von gleicher Herkunft hervorgerufen wird, es scheint mir aber im Prinzip vollkommen gleichgiltig zu sein, ob das formenauslösende Stoffwechselprodukt von einem Tier oder von einer Pflanze stammt. Es dürfte deshalb wahrscheinlich sein, dass sich bei genauer Untersuchung in den hoch differenzierten Gallenbildungen manche Charaktere vorfinden werden, welche sonst in der Mutterpflanze fehlen.

Uebrigens müssen wir betonen, dass die Lösung dieses Problems für die Frage, mit der wir uns in dieser Untersuchung befassen, vollkommen gleichgiltig ist, ja dass uns sogar die bereits jetzt gesicherte Thatsache, nach welcher in den komplizierteren Gallenbildungen häufig zahlreiche Charaktere vorkommen, welche sich zwar in anderen Regionen der Nährpflanze, aber nicht in dem befallenen Organ vorfinden, an diesem Orte nichts angeht. Für uns ist das Wichtige dies, dass durch das formative Stoffwechselprodukt des gallenerzeugenden Organismus Zellen zur Hervorbringung oft hoch differenzierter Bildungen veranlasst werden, deren Entwicklung bei Wegfall des Reizes unterblieben wäre.

Es ist von großer Bedeutung für uns, stets daran zu denken, dass der spezifische Charakter der verschiedenen Gallenbildungen durch zwei Momente bestimmt ist: einmal nämlich durch die Beschaffenheit des Reizstoffes und zweitens durch die des reagierenden Organismus. Hieraus ergibt sich ohne weiteres, dass dasselbe Organ je nach der Beschaffenheit des formativen Reizstoffes die verschiedensten Gebilde hervorbringen kann, und dass andererseits von demselben Reiz an differenten Substraten verschiedene Effekte erzielt werden können. Für diesen zweiten Fall hat F. Löw ein Beispiel in den Gallen von *Cecidomyia artemisiae* entdeckt, welche je nachdem sie auf *Artemisia campestris* oder *A. scoparia* vorkommen, verschieden beschaffen sind. Die verschiedene Reaktionsfähigkeit braucht sich übrigens nicht äußerlich in einer morphologischen Differenz zu zeigen, denn einmal ist es durch Wachtl bekannt geworden, dass *Aphilothrix lucida* Htg. sowohl an verschiedenen Organen (Blättern und Fröchten) als auch an drei verschiedenen Eichenarten (*Quercus sessiliflora*, *pubescens* und *pedunculata*) die gleichen Gallen erzeugt, und sodann ist festgestellt, dass *Rhinocola speciosa* an Blättern einer und derselben Pappelart in Deutschland andere pathologische Gebilde als in Aragonien verursacht¹⁾. Im ersten

1) Diese Thatsachen sind nach Eckstein [20 S. 60] zitiert.

Fall offenbart sich also bei verschiedenem Bau eine gleiche und im letzten bei gleichem Bau eine verschiedene Reaktionsfähigkeit.

Von allgemeiner Wichtigkeit ist endlich noch die Thatsache, dass vollkommen ausgebildete Gewebe oder Organe durch den Reiz des Gallentieres nicht zu neuer formativer Thätigkeit angeregt werden können. Die Untersuchungen sämtlicher Gallenforscher scheinen mir in diesem Punkte übereinzustimmen.

(Fortsetzung folgt.)

Zur Frage über die Histogenese der Kleinhirnrinde.

(Aus dem histologischen Laboratorium der kaiserl. Universität in Moskau.)

Vorläufige Mitteilung von Dr. S. Popoff.

= 95.1 -

Das lebhafteste Interesse, welches in der letzten Zeit die Lehre von der Entwicklung des Kleinhirns überhaupt und namentlich von der Histogenese der Rinde desselben in der Litteratur erregt, gab dem geehrten Herrn Prof. Ogneff Veranlassung mir das Studium der Entwicklung der Kleinhirnrinde nach der Golgi'schen Methode zu empfehlen. Diese Methode, die in so hohem Grade dazu verholffen hat, unsere Kenntnisse über den Bau des centralen Nervensystems zu erweitern, wurde in diesem Falle noch aus dem Grunde gewählt, dass eine Anzahl neuerer Arbeiten, mit Hilfe anderer Methoden ausgeführt über das Thema, das uns beschäftigt, manche Fragen ungelöst gelassen hat, deren Erläuterung die Golgi'sche Methode befördern konnte. — Außer dieser von mir leicht modifizierten Methode fixierte ich die Objekte in der Fleming'schen oder Hermann'schen Flüssigkeit und färbte sie mit Safranin oder Hämotoxin.

Meine Forschungen stellte ich an Embryonen von Schafen, Katzen, Hunden, Meerschweinchen und teilweise Hühnchen an.

Die früheste Periode, die es mir mit Silber zu imprägnieren gelang, entspricht der ersten Periode in den Erforschungen von Lahousse¹⁾. In den mit Safranin gefärbten Präparaten unterscheiden wir 3 Schichten: die innere, die mittlere und die äußere. Die innere besteht aus einer Reihe spindelförmiger Zellen, welche nebeneinander liegend durch eine homogene interzelluläre Substanz von einander abgetrennt sind. Die Kerne der Zellen befinden sich in einem Zustande von lebhafter Mitose (la couche-mère von Lahousse). Die mittlere und breiteste Schicht wird aus mehreren Reihen von Zellen gebildet, welche aus ihren beiden Polen zwei lange Fortsätze vertikal in der Richtung der beiden Oberflächen der Kleinhirnamelle senden. Die inneren Fortsätze einziger Zellen gelangen bis zur Membrana limitans

Neuroglia
crista

1) Recherches sur l'ontogenèse du cervelet. Archives de Biologie.

interna und, indem sie zwischen die Zellen der vorgehenden Schicht hineindringen, enden sie hier mit kleinen Verdickungen. Die Form ihrer Kerne ist länglich oval. Die Zellen liegen sehr nahe aneinander in radiär gehenden Reihen (Neuraglie embryonnaire von Lahousse). Das die Kerne umliegende Protoplasma ist feinkörnig und wenig ausgesprochen. In der äußeren Schicht sehen wir Zellen mit weniger intensiv gefärbten Kernen als in der vorhergehenden Schicht. Die Zellen verlängern sich an beiden Enden in dünne Fortsätze, die sich mit den Fortsätzen der benachbarten Zellen verflechten, ein zartes und dichtes Netz bildend. Ihr Protoplasma ist ebenfalls feinkörnig, doch mehr ausgesprochen, als in der vorhergehenden Schicht. Diese Zellen sind nach Lahousse's Meinung dieselben embryonalen neuroglischen Zellen, die sich aber schon etwas differenziert haben.

In Uebereinstimmung damit sehen wir an den nach Golgi behandelten Präparaten mit Silber imprägniert die ganze äußere Schicht und die innerste Reihe von Zellen der mittleren Schicht und zwar: die ganze innere Peripherie der Kleinhirnlamelle ist von einer Reihe nahe aneinander liegenden Ependymzellen, welche ihrem Aussehen nach den von vielen Autoren im embryonalen Rückenmark beschriebenen sehr ähnlich sind und gewiss haben diese Zellen ganz analoge morphologische Bedeutung. Sie geben zwei Ausläufer ab: nach innen einen dickeren und kürzeren und nach außen einen längeren und dünneren; derselbe wird oft durch rosenkranzartige Verdickungen unterbrochen (Fig. A, e). Neben dem velum medullare posterius gelangen

Fig. A.

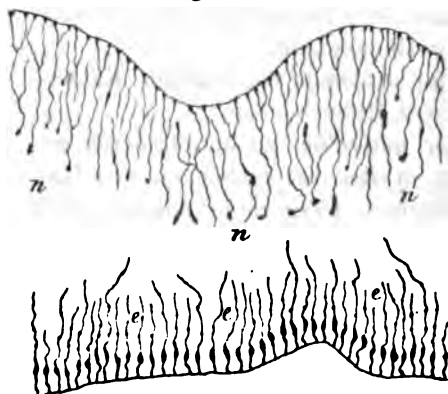
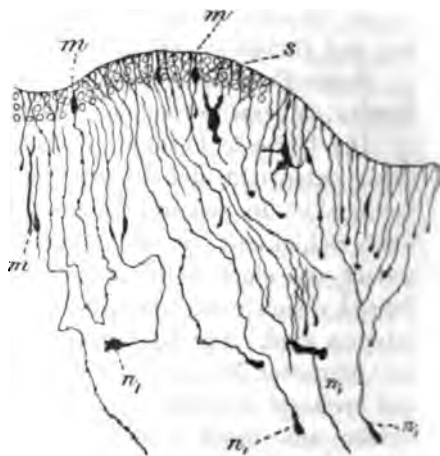


Fig. B.

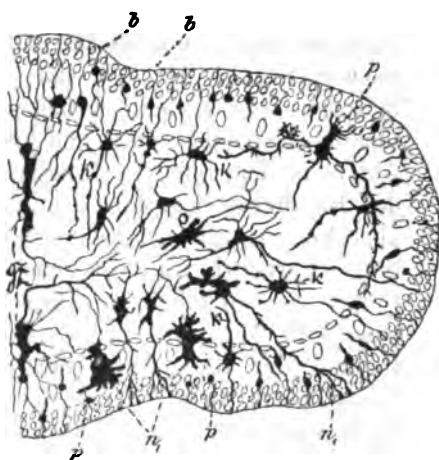


diese Fortsätze bis zur äußeren Peripherie. Was die äußere Schicht der Kleinhirnlamelle anlangt, so treffen wir hier eine embryonale Neuroglia ganz desselben Charakters wie die im embryonalen Rücken-

mark. Der Körper der Zellen ist nicht groß, von unregelmäßig ovaler Form. Er sendet nach außen einen Fortsatz, welcher in den meisten Fällen rasch sich in dichotomischer Weise verzweigt und an der Membrana limitans externa mit konischen Verdickungen endet (Fig. A, *n*). Diese Zellen entsprechen ihrer Lage sowie auch der Anordnung ihrer Fortsätze nach vollkommen den differenzierten neuroglischen, welche ich oben erwähnte. Die beiden Membrana limitans werden, wie man es an diesen Präparaten sieht, durch nichts Anderes als durch Endstücke der Fortsätze der genannten Zellen gebildet, welche Endstücke mit einander durch eine Zwischensubstanz zusammengelötet sind. In dem Maß als der Embryo wächst, gelingt es die Zellen mit Silber zu imprägnieren, welche im mittleren Teil der Lamelle lagern. Daraus muss ich den Schluss ziehen, dass auch hier die indifferenten Zellen den Charakter von neuroglischen Zellen allmählich erhalten (Fig. B, *n*₁). Ihre Fortsätze gelangen ebenfalls bis zur äußeren Oberfläche. Diese Zellen, wie zum Beispiel bei dem Schaf-Embryo 5 cent., lagern beinahe bei der inneren Oberfläche und die Fortsätze reichen bis zur äußeren, wo sie durch eine konische Verdickung enden. So eine neuroglische Zelle gibt häufig außer dem äußeren sich verzweigenden Fortsatz noch einen inneren kurzen ab, welcher sich nicht verzweigt (Fig. A u. B *n*, *n*¹). In dieser Periode existiert schon die oberflächliche Körnerschicht (Fig. B, *s*) und darin kann man schon manche Zellen von eigentümlichem Gepräge sehen (Neuroblasten von His), von denen ich gleich berichten werde.

molekular
neurogliamembrana
limitans

Fig. C.

Fig. D₁.

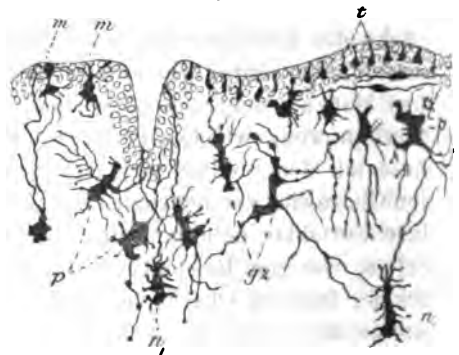
Um die Frage über die Neuroglia zu erledigen, will ich noch bemerken, dass die fernere Entwicklung der neuroglischen Zellen darin besteht, dass ihr Körper größer wird, nicht selten sich in einer

Neuroglia

bestimmten Richtung verlängert, und dass an dessen Peripherie erst kurze, sodann aber längere Fortsätze erscheinen (Fig. C, D_1 D^2 E, n_1), während diejenigen, welche nach außen abgingen, ihre Verzweigungen allmählich verlieren, endlich atrophisch werden, und sich auf diese Weise eine sternförmige Zelle mit einem großen protoplasmatischen Körper bildet, welche von der Peripherie ganz abgesondert ist (Fig. D_1 o).

Fig. D_1 .

Fig. E.



Die von mir in der äußeren Schicht der Kleinhirnlamelle der frühesten Periode beschriebenen neuroglischen Zellen modifizieren sich etwas anders; sie behalten die ganze Zeit ihre Lage bei der äußeren Peripherie, ihr Körper wird größer, sendet jedoch keine Lateralfortsätze aus; dagegen verdicken und verzweigen sich die äußeren Fortsätze reicher (Fig. D_2 n). Ich sah ebenfalls bei Embryonen der späteren Perioden jene Zellen, welche Ramon y Cajal¹⁾ aus dem Endothelium der Gefäße entstehen lässt. Ich kann die Beobachtung dieses Autors in dem Sinne bestätigen, dass diese Zellen anfangs noch an den Kapillaren liegen, in den späteren Perioden aber weiter von ihnen abrücken; zu gleicher Zeit gehen radiär von ihrem Körper zahlreiche lange Fortsätze ab, von denen einige in steter Berührung mit dem Gefäße zu sein scheinen. Diese Bilder scheinen mir jedenfalls nicht beweisend genug zu sein, als dass ich ihren Ursprung aus dem Endothelium der Blutgefäße behaupten könnte. Nun gehe ich zu den Neuroblasten über: in der äußeren Körnerschicht finden wir bei den Embryonen der früheren Entwicklungsperioden eigentümliche Bildungen, welche ihrer Form nach an die Neuroblasten von His erinnern (Fig. B. m). Dieselben sind von birnartiger Gestalt und lagern zwischen den Körnern

1) Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, 1891.

der äußeren Körnerschicht; sie senden nach innen einen dünnen Nervenfortsatz, durch rosenkranzartige Verdickungen unterbrochen. Zugleich kann man ähnliche Bildungen treffen, welche ebenfalls birnartiger Form doch dem Anschein nach früheren Ursprungs sind; sie sind etwas tiefer gelagert, unmittelbar unter der gesagten Schicht, in deren Richtung sie einen vertikalen Fortsatz senden. Aus diesen Bildungen, wie wir später sehen werden, entwickeln sich die Purkinje'schen und Golgi'schen Zellen. — Außer diesen Bildungen finden wir in derselben Körnerschicht bei Embryonen späterer Entwicklungsperioden noch die sogenannten epithelioiden Elemente (Fig. E, t), welche zuerst von Ramon y Cajal¹⁾ und Ernst Lugaro²⁾ bei Neugeborenen beschrieben worden sind. Diese Elemente sind sehr konstant bei allen Tierarten, welche ich untersucht habe. Von diesen Zellen geht nach außen ein kurzer und dicker Fortsatz, nach innen aber nichts. Bei mehr entwickelten Embryonen fängt vom inneren Pol dieser Elemente ein Fortsatz an radiär nach innen abzugehen, wobei derselbe bedeutend dicker wird als der äußere, welcher länger und dünner geworden ist (Fig. D. b) (corpuscules bipolaires verticales von Ramon y Cajal). — Aus diesen Zellen bilden sich, wie ich später mich überzeugen konnte, kleine Zellen der inneren Körnerschicht aus. Neben diesen Elementen finden wir bei Katzenembryonen von 8 und 12 cent. zahlreiche zellige Bildungen, welche von ihren beiden Polen zwei transversale ziemlich dicke Fortsätze perpendiculär zu der Richtung der Furchen senden (Fig. D, E-kz). Ich bin geneigt diese Bildungen als junge Formen der Korbzellen anzunehmen. Wie die Neuroblasten so gehören auch die epithelioiden Elemente nicht nur einer Periode, sondern auch den nachfolgenden an, was darauf hinweist, dass die Nervenzellen, sogar einer und derselben Schicht, wie z. B. die Purkinje'schen Zellen nicht auf einmal, sondern nach und nach entstehen. — Beim Schaf-Embryo 14 cent. und beim Katzen-Embryo 8 cent. sehen wir embryonale Nervenzellen von bedeutender Größe und von den verschiedenartigsten, sternförmigen und anderen schwer zu beschreibenden Gestalten, von denen man einen klareren Begriff aus der beiliegenden Abbildung als aus einer ausführlichen Beschreibung bekommen kann (Fig. C. E. p). Sie lagern auf verschiedenen Höhen von der äußeren Körnerschicht an bis zu jenem Gebiete ungefähr, wo bei dem Erwachsenen die Purkinje'schen Zellen liegen. Ihre protoplasmatischen Fortsätze sind dadurch charakteristisch, dass sie in einer großen Mehrzahl von Fällen mit kugelförmigen Verdickungen enden, von denen bisweilen ein neuer Fortsatz abgeht; ihre Axenzylinder sind sehr lang, rosenkranzartig und verzweigen sich nur selten. Manche Dendriten dieser Zellen reichen bis zur äußeren Ober-

junge
Purkinje
Zellen

bestätigt
Lugaro

1) A propos de certains éléments. Internat. Monatschrift, Bd. VII, 1890.

2) Ueber die Histogenese der Körner. Anat. Anz., Bd. IX, Nr. 23, 1894.

fläche. Sowohl ihre Lage und Größe, als die von mir angestellte Beobachtung der nachfolgenden Perioden gestatten mir, diese aus der gesagten Körnerschicht durch Umwandlung und Dislokation der primären Neuroblasten entstandenen Zellen als embryonale Purkinje'sche Zellen zu betrachten. Dass es sich wirklich in dieser Weise und nicht anders verhält, dafür spricht das Vorhandensein von Neuroblasten in der äußeren Körnerschicht, ihre bedeutende Größe und endlich der Umstand, dass es mir gelungen ist, beim Schaf-Embryo 14 cent. eine Zellenbildung mit Silber zu imprägnieren, welche in der Körnerschicht lagert und eine Mittelstufe zwischen dem Neuroblasten und der künftigen Purkinje'schen Zelle bildet. Diese Uebergangszellen sind birnförmig, gehen an ihren inneren Polen in einen dünnen Axenzylinder über und senden einen protoplasmatischen Lateralfortsatz mit einem kugelförmigen Endstück aus (Fig. C. m). Beim Katzen-Embryo 8 cent. traf ich häufiger solche Zellenbildungen, jedoch mit einer mehr ausgebildeten Differenziation; sie lagern in derselben Körnerschicht, sind gleichfalls von verhältnismäßig bedeutender Größe mit Sprossen von protoplasmatischen Fortsätzen (Fig. E. m₁).

Bei allen Embryoarten des entsprechenden Alters trifft man, außer den embryonalen Purkinje'schen Zellen, teils nebenan, teils nach innen von denselben noch eine für diese, sowie auch für die folgende Periode sehr konstante Form von Nervenzellen (Fig. C. D¹. D₂. E. g₂). Diese unregelmäßig-ovalen Zellen liegen ihrem langen Diameter perpendicular zur Oberfläche des Kleinhirns gerichtet; zuweilen biegt sich dieses oder jenes Endstück ein wenig zurück. Es treffen sich auch solche verlängerte Zellen, deren Körper mehrere transversale Einschnürungen darbietet; sie senden nach außen protoplasmatische, sich verzweigende Fortsätze und nach innen ein Axenzylinder. So eine verlängerte Form ist dermaßen konstant, dass es mir Zellen beinahe analoger Form bei einem Schafe 14 cent. in der molekulären Schicht und bei einer Katze 12 cent. in der inneren Körnerschicht zu sehen gelang. (Dieser Embryo ist im Vergleich zu dem Schaf-Embryo 14 cent. bedeutend mehr entwickelt). Im Kleinhirn derselben Katze sieht man deutlich, dass der Axenzylinder einer solchen Zelle die Neigung hat sich fein zu verzweigen, weshalb ich zu dem Schluss kommen muss, dass diese fast gleichzeitig mit den Purkinje'schen erscheinenden Zellen nichts anderes als die embryonalen Golgi'sche Zellen des II. Typus sind.

Die mit Hilfe anderer Methoden angestellten Beobachtungen der Objekte, wenn sie auch keine so klaren Bilder wie die Golgi'sche Methode geben, dienen dennoch am besten dazu unsere Schlüsse zu bekräftigen: die mit Safranin gefärbten Präparate z. B. von einem Katzen-Embryo 8 cent., zeigen uns, dass eine Menge Zellen der

äußeren Körnerschicht im Zustande der Mitose sich befindet und in dieser Schicht neben den kleinen Zellen treffen wir andere mit einem großen protoplasmatischen Körper. Diese karyokinetischen Figuren werden, obgleich in kleiner Anzahl, noch lange nach der Geburt beobachtet.

Was die kleinen Zellen der inneren Körnerschicht betrifft, so sind meine Beobachtungen in dieser Hinsicht fast übereinstimmend mit denen Lugaro's, Ramon y Cajal's und Alfred Schaper's¹⁾. Ich habe nur Folgendes hinzuzufügen: 1) dass die Differenzierung dieser Zellen schon während des intrauterinen Lebens anfängt. 2) Ich habe nie beobachten können, dass diese Zellen aus horizontalen bipolaren Zellen sich geformt hätten; an meinen Präparaten hatten letztere keinen Zusammenhang mit den sich ausbildenden Zellen der inneren Körnerschicht. Uebrigens möchte ich die negativen Resultate meiner Erforschungen mit einigem Vorbehalt darlegen, da die späteren Perioden von mir noch nicht vollständig ins Klare gebracht worden sind. Ich habe diese horizontalen bipolaren Zellen absichtlich in meinen Zeichnungen nicht abbilden lassen, da ich ihr Schicksal bei den Neugeborenen noch nicht vollständig verfolgt habe. 3) Alle kleinen Zellen der inneren Körnerschicht (bei Embryonen von Katzen 12 cent. und Hühnchen am elften Bebrütungstage) senden nach innen einen viel dickeren Fortsatz als alle übrige von ihnen abgehende (Fig. D. k). Ich bin bereit anzunehmen, dass alle diese Zellen aus den Zellen der äußeren Körnerschicht entstehen, kann mich aber der Meinung Alfred Schaper's nicht anschließen, dass diese Zellen hauptsächlich aus den Zellen der Mantelschicht sich bilden und nur teilweise aus den Elementen der äußeren Körnerschicht, umso mehr da ich bei der Beobachtung der successiven Perioden der Entwicklung der Kleinhirnrinde kein einziges Mal das Vorhandensein von Neuroblasten in der inneren Körnerschicht zu konstatieren vermochte. Die Frage über die Bildung der Mantelschichtszellen beabsichtige ich umständlich in einer größeren Arbeit zu erörtern.

Ich halte es für notwendig noch einmal darauf hinzuweisen, dass die Purkinje'schen und Golgi'schen Zellen früher als die kleinen Zellen der inneren Körnerschicht entstehen. ||

Damit schließe ich meine vorläufige Mitteilung, in der Absicht binnen kurzer Zeit die Beschreibung der weiter fortgeschrittenen Perioden zu veröffentlichen, wo außer der definitiven Differenzierung der obengenannten Elemente die Ausbildung der Nervenzellen der molekulären Schicht sich vollzieht.

Alle Präparationen wurden Herrn Professor Ogneff gezeigt.

1) Einige kritische Bemerkungen... Anat. Anz., Bd. X, 1895, S. 422. — Die morphologische und histologische Entwicklung... Morph. Jahrbuch, Bd. 21, 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen sind von meinen größeren Zeichnungen ganz genau kopiert; Fig. C, D₂, E sind etwas abgekürzt; Fig. A u. B sind bei schwächerer Vergrößerung, als die Anderen abgenommen. Alle Abbildungen stellen sagittale, perpendikuläre zu der Richtung der Furchen, Schnitte dar.

A = Schaf-Embryo 1 $\frac{1}{2}$ —2 c

B = Schaf-Embryo 5 c

C = Schaf-Embryo 14 c

E = Katzen-Embryo 8 c

D₁, D₂ = Katzen-Embryo 12 c (von demselben Präparate).

Maximaltemperaturen, bei denen Fische am Leben bleiben.

Von Karl Knauth.

So viel ich aus der mir zugänglichen Litteratur herauslesen kann, sind die Notizen über die Höchsttemperaturen, welche Fische überhaupt zu ertragen vermögen, nur sehr spärlich verzeichnet. Ich erlaube mir daher meine im Laufe der Jahre hierüber gemachten Beobachtungen an dieser Stelle zu publizieren.

Im zeitigen Frühling 1886 setzte ich ein Schock Bachforellen (*Trutta fario*) von je 60—250 gr Schwere in einen Weiher der väterlichen Pachtung zu Schlaupitz, Kreis Reichenbach in Schles. Anfang Mai riss in Folge eines Gewittergusses der Damm an der Stirne des Weihers, der daraufhin an der tiefsten Stelle nur mehr noch 1 $\frac{1}{4}$ Fuß Wasserstand hatte. Ende Juni bis Anfang August versiegte der Zufluss total und weil der Teich völlig unbeschattet und quellenlos ist, wurden in dieser Zeit folgende sehr hohe Temperaturen am Grunde gemessen:

10mal von 18—20°, 10mal von 20—23°, 5mal von 23—25°: erst bei +26° starben alle jüngeren Stücke ab, dagegen überlebten die 10 größten die höchste am 26. und 27. Juli nachmittags beobachtete Temperatur von 27° C.

In den für die Gegend am Zobten sehr heißen Sommern von 1893 und 1894 trockneten fast alle Bäche bis auf kleine Tümpel und Pfützen aus. In diesen Lachen wurde nun Folgendes wahrgenommen:

Bei + 23—25° starben alle Barsche, zuerst die kleineren, dann die größeren, außerdem die Brut von *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus phosinus* und *Esoa lucius*; bei + 27° größere Hechte und galizische Kärpfchen; bei 25—29° *Leuciscus delineatus* und *Idus melanothus* var. *orfus*. — Eine Hitze von + 35° an 5 Tagen hinter einander nachmittags ertrugen: Schlesische verwilderte Karpfen, Karauschen, große Elritzen, junge Plötzen, Döbel, Bleie, Bitterlinge, Schleihen, Bartgrundeln (*Nem. barbatulus*) und *Cobitis fossilis*. Bei + 36° (26. Juli 93) (23/24. Juli 94) verendeten Karpfen, Plätzen, Bleie, Döbel, Goldschleihen; alle anderen ertrugen sogar eine Temperatur von + 37° (27. Juli 1893) 3 Stunden lang, waren aber furchtbar matt, dem Tode nahe.

Bemerkt sei hierbei, dass alle die Bäche unbeschattet, den brennenden Sonnenstrahlen preisgegeben waren.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band

1. November 1895.

Nr. 21.

Inhalt: Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Fortsetzung). — R. v. Erlanger, Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobotus Macro-nyx* Duj.). — F. v. Wagner, Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

**Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale
Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese.**

Von Curt Herbst.

II. Hauptteil.

Die formativen oder morphogenen Reize.

(Fortsetzung.)

Nach diesen allgemeinen Erörterungen könnte man vielleicht ein näheres Eingehen auf die verschiedenen Formen der Gallenbildungen, auf ihre Organisation und auf die Abstufungen in der letzteren erwarten; ein derartiges Unternehmen würde aber meiner Meinung nach nicht nur zu weit führen, sondern auch mit dem Zweck dieser Zeilen nicht im Einklang stehen. Ich verweise deshalb den Leser namentlich auf die vortrefflichen Untersuchungen von Beyerinck [4—6], welche mit großem Verständnis für morphologische Probleme angestellt worden sind.

Selbst die einzelnen Fälle aufzuzählen, in denen es sich aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls um einen formativen Reiz chemischer Natur handelt, würde unsre Arbeit so sehr anschwellen lassen, dass wir uns damit begnügen wollen, einige pathologische Veränderungen, welche anderen Organismen als Blatt- und Gallwespen ihre Entstehung verdanken, cursorisch anzuführen. Je nachdem wir den Begriff „Galle“ enger oder weiter fassen, können wir selbstverständlich alle nachfolgenden Beispiele zu den Gallenbildungen rechnen. Dass wir bei der Auswahl dieser Beispiele nur solche wählen dürfen, bei denen es

sich nicht nur um eine hypertrophische Gewebeentwicklung, sondern um eine qualitative, dem betreffenden Ort sonst fremde Bildung handelt, hätte wohl kaum noch einmal der Erwähnung bedurft.

Zu den Fällen, welche diese Bedingung erfüllen, gehören z. B. die verschiedenen Bildungsabweichungen, welche von parasitischen Milben (*Phytoptus*-Arten) hervorgebracht werden und für uns besonders deswegen interessant sind, weil wir an ihnen zwei differente formative Reizwirkungen unterscheiden können.

Einmal werden nämlich durch die Phytopten, welche übrigens die befallenen Organe nicht durch ihr Saugen allein, sondern auch durch ein Drüsensekret zur formativen Thätigkeit anregen dürften, wirkliche Neubildungen hervorgerufen, die meist in abnormer Haarbildung auf Blättern, in echten Gallen oder in Sprossungen an ungewöhnlichen Orten (in Blüten) bestehen. Sodann können aber durch die Milben auch gefüllte Blüten erzeugt werden, d. h. es kann an Stelle des einen Organes ein anderes äquivalentes entstehen. Durch Uebertragung degenerierter Knospen von *Valeriana tripteris*, welche Phytopten beherbergten, auf Knospen von anderen Valerianaceen und von Cruciferen ist es Peyritsch [43] gelungen, an einer großen Anzahl von Gattungen und Arten gefüllte Blüten von der Petalodie einzelner Staubgefäße und Carpiden bis zur vollständigen Füllung hervorzurufen. Wollte man für diese Kategorie von formativen Reizen, welche sich in derartigen Fällen kundgibt, eine besondere Bezeichnung einführen, so könnte man passend von metamorphosierenden formativen Reizen reden. Bei der Vergrünung von Blüten durch Blattläuse, die von Peyritsch [44] z. B. bei *Arabis* festgestellt worden ist, würde es sich also auch um eine metamorphosierende Reizwirkung handeln.

Aehnliche Unterschiede zwischen wirklichen Neubildungen und Metamorphosen zeigen sich auch unter den morphologischen Veränderungen, welche die verschiedenen parasitischen Pilze an ihren Wirtspflanzen hervorrufen. So werden z. B. die Staubfäden von *Knautia arvensis* durch *Peronospora violacea* in violette Blumenblätter und die Blumenblätter und Staubgefäße von Cruciferen (*Raphanus*) durch *Cystopus candidus* in grüne, meist sehr deformierte Laubblätter verwandelt, während verschiedene Arten der Gattung *Exoascus* die von ihnen infizierten Stellen der Wirtspflanze zu reichlicher und abnormer Verzweigung anregen, welche zu einem strauchartigen Gebilde, dem sogenannten „Hexenbesen“ führt. An Tannen und Buchen sind derartige Bildungen häufig zu sehen.

In der normalen Entwicklung spielen äußere formative Reize chemischer Natur nach de Bary [3 S. 86—92] wahrscheinlich eine Rolle bei der Entstehung der Antheridienäste an den monöcischen Formen der Saprolegnien. Möglicherweise diffundieren nämlich von den Oogonien

selbst erzeugte oder während ihres Bildungsprozesses entstandene Stoffe in das umgebende Medium, welche an den in der Nähe befindlichen Pilzschläuchen das Auswachsen der männlichen Begattungsäste auflösen und denselben außerdem die Wachstumsrichtung nach dem Oogonium zu vorschreiben. Auch in den Fällen, wo ein Substanzübertritt aus dem Antheridiums Schlauch in das Ei nicht vorkommt wie z. B. bei *Peronospora*, dürfte ein ausgeschiedener Stoff des männlichen Schlauches die Ausbildung der derbwandigen Oospore veranlassen. Von großem Interesse ist endlich noch die nach Sachs [56] von Hildebrand festgestellte Thatsache, dass bei den Orchideen die vollständige Ausbildung der Ovula erst eintritt, wenn die Narbe bestäubt worden ist. Die Reifung scheint also in diesem Falle durch einen chemischen Reiz eingeleitet zu werden, welcher vom Pollen ausgeht.

Auf zoologischem Gebiete haben wir es wahrscheinlich mit chemischen formativen Reizen bei der Entstehung jener Neubildungen zu thun, welche von Bakterien resp. von den Stoffwechselprodukten derselben verursacht werden. In seiner Schrift „Ueber die Einwirkung lebender Pflanzen- und Tierzellen aufeinander“ ist Billroth [7] auf diesen Punkt näher eingegangen, so dass ich auf ihn verweisen kann. Sodann ist auch die Entstehung der Lithium-Larven aus befruchteten Seeigelleiern bei Zusatz geringer Mengen Lithium zum Seewasser als formative Reizwirkung anzusehen [29]. Wir werden im allgemeinen Teil noch einmal auf die Lithium-Larven zu sprechen kommen und daselbst auch untersuchen, mit was für einer Art von formativem Reize wir es in diesem Falle zu thun haben. Hier sei nur noch erwähnt, dass typische Lithium-Larven nur dann gezüchtet werden können, wenn die Eier ungefurcht oder auf frühen Furchungsstadien in die Lösung gebracht werden, dass dagegen der Entwicklungsangang ausgeschlüpfter *Blastulae* oder gar *Gastrulae* nicht mehr in die Bahnen der Lithium-Larven gelenkt werden kann. Nimmt somit der morphologische Einfluss des Lithiums mit fortschreitender normaler Entwicklung ab, so zeigt sich auf der anderen Seite eine Nachwirkung, wenn die *Blastulae*, noch bevor sie etwas von der morphologischen Wirkung des Lithiums erkennen lassen, der Lithium-Lösung entnommen und in reines Seewasser zurückgebracht werden¹⁾.

1) Ich habe die formative Wirkung der Stoffwechselprodukte der Bakterien und des Lithiums trotz der Ueberschrift dieses ersten Teiles, in dem nur von den morphogenen Reizreaktionen der Pflanzen und festsitzenden Tiere die Rede sein sollte, doch gleich an dieser Stelle erwähnt, weil wir gerade aus der Lithium-Wirkung manche Thatsachen von allgemeiner Wichtigkeit kennen lernen können, und weil gerade die Untersuchungen über die Wirkung dieses Metalles für mich der Ausgangspunkt für jene wissenschaftliche Richtung geworden sind, welche in diesen Blättern konsequent weiter verfolgt wird.

f) Die Wirkung von trockener und feuchter Umgebung. Xero- und Hygromorphosen. (Die Wirkung vermehrter und verminderter Transpiration).

Bevor wir in diesem Kapitel zu dem eigentlichen Thema übergehen, müssen wir genau feststellen, welche Thatsachen wir zu berücksichtigen und welche fortzulassen haben, denn wir würden bei ungenügender Materialsichtung mit diesem einzigen Abschnitt einen ganzen Band füllen können. Zunächst ist es klar, dass alle jene Arbeiten für uns wertlos sind, welche auf rein spekulativem Wege nachzuweisen suchen, dass gewisse Charaktere zahlreicher Pflanzengruppen (z. B. der Succulenten, der Wüstenpflanzen und mancher Vertreter der australischen Flora) durch den Einfluss des trockenen Klimas entstanden zu denken und als Schutzmittel gegen übermäßige Transpiration aufzufassen sind. Die Arbeiten von Areschoug, Johow, Kerner, Tschirch, Volkens und anderer werden infolge dessen unberücksichtigt bleiben. Wirklichen Wert haben für uns nur solche Untersuchungen, welche sich entweder mit der Entwicklung einer und derselben Pflanze, an trockenen und feuchten Standorten im Freien beschäftigt oder — was das allerbeste ist — den Einfluss von Trockenheit und Feuchtigkeit auf experimentellem Wege geprüft haben. Die Zahl der Arbeiten, welche auf diese letztere Weise der Frage näher getreten sind, ist sehr gering; nur Constantin [11—12], Kohl [33] und Lothelie [38] sind hier — so viel mir bekannt — zu nennen.

Der letzte dieser drei Forscher beschäftigte sich mit dem Einfluss von trockener und feuchter Luft auf die Dornenbildung bei *Berberis vulgaris*, dem Sauerdorn. Es zeigte sich hierbei, dass die Sprosse dieser Pflanze in feuchter Luft an Stelle der Dornen fein gezähnelte Blätter mit wohl entwickeltem Parenchym und langen Stielen erzeugten, während in trockener Atmosphäre nur anfangs aus den untersten Anlagen eine Anzahl normal ausgebildeter Blätter entstanden, weiter oben dagegen aus den jüngeren Anlagen spitze und stechende Dornen hervorgingen. Die zwischen diesen beiden Extremen liegenden Augen hatten Uebergänge zwischen echten Laubblättern und echten Dornen erzeugt. Nun lehrt zwar eine vergleichende Betrachtung, dass die letzteren gleichsam umgewandelte Nerven der ersteren sind, aber es ist auch klar, dass zur Erzeugung von echten Laubblättern andere Bildungsursachen als zu der harter und spitzer Dornen notwendig sind. Wir können infolge dessen sehr wohl von einem morphogenen Reiz seitens der trockenen resp. der feuchten Atmosphäre reden. Wächst der Spross in der letzteren, so werden die sich ausbildenden Anlagen zu Laubblättern, wächst er dagegen in der ersteren, zu Dornen bestimmt¹⁾.

1) Nebenbei sei bemerkt, dass Lothelie in einer anderen Arbeit [39] auch einen Einfluss heller Beleuchtung auf die Ausbildung der Dornen und ihrer achselständigen Blattbüschel bei *Berberis* nachgewiesen hat.

Von großem Interesse sind für uns die Untersuchungen von Kohl [33], welcher an zahlreichen Pflanzen den Einfluss von trockener und feuchter Luft auf den anatomischen Bau der Blätter und ganz besonders der Stengel experimentell geprüft hat. Er zog seine Versuchsobjekte bei sonst gleichen Bedingungen unter Glasglocken; nur die Luft in deren Innern wurde entweder feucht oder mittels Chlorkalcium trocken gehalten. Die zur Vergleichung benutzten Querschnitte der Stengel wurden stets an entsprechenden Orten der Versuchspflanzen ausgeführt. Schon der äußere Habitus der letzteren war nach den Kulturbedingungen verschieden: „die in feuchter Atmosphäre gewachsenen Individuen zeigten fast immer längere Internodien und Blattstiele und größere Blattspreiten; aber immer waren sämtliche Organe dünner als bei in trockener Atmosphäre erwachsenen Exemplaren. Alle Organe, besonders die Blätter wurden weniger ausmodelliert; die Ausbuchtungen der *Lamina* wurden schwächer, Riefen und Kanten der Stengel flacher oder schwanden ganz“ (l. c. S. 99). Nun sind aber alle diese Veränderungen rein quantitativen Charakters, sie bestehen nur in größerer oder geringerer Ausbildung bei beiden Versuchspflanzen vorhandener Elemente; ja selbst die mangelhafte Ausbildung der Riefen und Kanten oder ihr gänzliches Schwinden ist nur durch eine geringere Ausbildung der unter ihnen liegenden Gefäßbündel bedingt. Wären also in der obigen Aufzählung sämtliche Unterschiede angeführt worden, die bei trockener und feuchter Kultur an Individuen derselben Pflanzenspecies zu beobachten sind, so könnten wir schwerlich von einem formativen (morphogenen) Reize des hygrometrischen Zustandes der Luft sprechen.

Nun ist aber ein Hauptunterschied zwischen den beiderlei Versuchspflanzen häufig der, dass Stengel und Blätter in feuchter Atmosphäre schwach oder fast gar nicht, in trockener dagegen stark behaart sind, was sich nach Kohl an behaarten Kompositen und Labiaten sehr schön nachweisen lassen soll. Haben wir es hier auch nur mit einer stärkeren Ausbildung in quantitativer Hinsicht zu thun oder werden durch den geringen Feuchtigkeitsgehalt der Luft neue Bildungsprozesse eingeleitet? Mir scheint letzteres der Fall zu sein und zwar aus folgendem Grunde: Um eine stärkere quantitative Ausbildung würde es sich handeln, wenn die Haare in trockener Atmosphäre nicht zahlreicher, sondern nur größer und dicker würden; wenn aber weit mehr Epidermiszellen als sonst zu Haaren auswachsen, so gehört hierzu eben ein neuer bestimmter Wachstumsprozess in den betreffenden Zellen, denn die rein quantitative Veränderung der letzteren würde wohl zu einer Zunahme, nie aber zur Bildung eines Haares führen, zu welcher eine Materialzunahme in einer bestimmten Richtung d. h. also ein bestimmt gerichteter Wachstumsmodus notwendig ist. Somit dürfte es klar sein, dass in zahlreichen Epidermiszellen bei trockener Atmosphäre neue Bildungsprozesse eingeleitet werden können, welche bei feuchter nicht in Erscheinung getreten wären.

Zu dem gleichen Resultat werden wir kommen, wenn wir nunmehr einen Blick auf die inneren Veränderungen werfen, welche durch einen trockenen Standort hervorgerufen werden können. Zwar begegnen wir auch hier zunächst einer Anzahl Unterschiede, welche nur quantitativen Charakter haben. Die in trockener Luft gewachsenen Pflanzen besitzen eine dickere Cuticula, die Außenwände ihrer Epidermiszellen sind dicker, die Wände der unter der Epidermis gelegenen Rindenparenchymzellen sind collenchymatisch verdickt und die Interzellularräume reduziert. Bei *Mentha aquatica* befinden sich unter der Epidermis der Stengelkanten Collenchymbündel, welche in trockener Luft mächtig entwickelt und unter einander durch Collenchymstreifen verbunden sind, sodass das Rindenparenchym ringsum von einem Collenchymmantel eingeschlossen ist. Alle diese Veränderungen beruhen im Grunde genommen auf Membranverdickungen und sind infolge dessen rein quantitativen Charakters. Letzteres scheint mir auch bei der Vermehrung ¹⁾ der Gefäße in trocken gehaltenen Stengeln der Fall zu sein, denn es wird hier auch nur die xylembildende Thätigkeit des Gefäßbündelkambiums erhöht, nicht aber ein neuer Bildungsprozess ausgelöst.

Außer diesen Veränderungen hat nun aber Kohl auch einige Thatsachen aufgedeckt, welche deutlich zeigen, dass durch einen trockenen Standort sogar neue Bildungsprozesse veranlasst werden können. So ist z. B. bei *Mentha aquatica* und *Ficus scandens* zwischen dem Mark und der Kambiumschicht bei trocken gehaltenen Exemplaren ein Sklerenchymring eingeschoben, welcher bei in feuchter Luft gezogenen Pflanzen vollständig fehlt. Es ist klar, dass man in diesen beiden Fällen mit bloßer Membranverdickung und gesteigerter zellenbildender Thätigkeit der Kambiumschicht nicht auskommt, sondern dass hier in der That neue Bildungsprozesse durch die trockene Luft hervorgerufen worden sind. Um einen morphogenen Reiz der trockenen Atmosphäre handelt es sich auch bei *Phragmites communis*, dem gemeinen Schilfrohr, um dessen Gefäßbündel an der äußeren, oft aber zugleich auch an der inneren Seite Bastfaserbündel erzeugt werden, welche bei feuchten Kulturbedingungen überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen.

So dürfte denn zur Genuge bewiesen sein, dass die Veränderungen,

1) Nebenbei sei bemerkt, dass nicht nur die Zahl der Gefäße, sondern auch ihre Weite bei trockenen Kulturbedingungen zunimmt. Kohl hat in seiner Arbeit eine große Anzahl äußerst instruktiver Abbildungen gegeben, welche nicht nur diese Veränderungen, sondern auch alle anderen, die durch den Aufenthalt in trockener Luft erzeugt werden, deutlich erkennen lassen. Es ist ein leichtes, sofort beim Anblick eines Querschnittes zu sagen, ob er von einer Pflanze, die in trockener Luft, oder von einer solchen, die in feuchte gezogen worden ist, her stammt.

welche zahlreiche Pflanzen in trockener Luft erfahren, wenigstens zum Teil formative (morphogene) Reizwirkungen in unserem Sinne sind.

In einem sehr merkwürdigen Lichte erscheinen die morphologischen Wirkungen, wenn wir bedenken, dass die Transpiration der Pflanzen in trockener Luft erhöht, in feuchter dagegen vermindert oder überhaupt ganz aufgehoben wird. Es ist klar, dass der hygrometrische Zustand der Atmosphäre nur auf diese Weise d. h. durch Steigerung oder Herabsetzung der Transpiration auf die Pflanzen einwirken kann. Wir haben deshalb bereits in der Ueberschrift zu diesem Kapitel angedeutet, dass man, anstatt von den morphologischen Wirkungen von trockener und feuchter Luft zu reden, auch von denen erhöhter und vermindelter Transpiration sprechen kann. Hieraus ergibt sich nun aber der wichtige Schluss, dass sämtliche Veränderungen, welche die gesteigerte Transpiration an trocken gehaltenen Pflanzen hervorruft, zugleich befähigt sind, den Ursachen, welchen sie selbst ihre Entstehung verdanken, entgegen zu wirken: „die Transpirationsbedingungen bringen mit anderen Worten ihr eigenes Korrektiv hervor“, wie sich Kohl (l. c. S. 95) sehr richtig ausdrückt. Denn kann es bessere Mittel zur Hemmung übermäßiger Transpiration geben als Verdickung der Cuticula, die Verdickung der Epidermiszellenwände, die collenchymatische Verdickung und Verschmelzung der äußeren Lagen von Rindenparenchymzellen, die Reduzierung der Intercellularräume, die Erzeugung vorher nicht vorhandener Sklerenchymringe oder Bastfaserbündel? Ja auch die Entstehung von Dornen an Stelle von Blättern bei *Berberis* kann als zweckmäßige Reaktion aufgefasst werden, denn es ist zur Herabsetzung der Transpiration offenbar sehr praktisch, die Summe der transpirierenden Blattflächen zu vermindern.

Nach dieser eingehenden Schilderung der Ergebnisse von Kohl's Untersuchungen wollen wir über die Constantin's kurz hinweggehen, zumal durch die von diesem Forscher gewählten Kulturbedingungen — er zog Stengel einer und derselben Pflanze entweder ganz in der Luft oder teilweise im Boden — nicht nur die Transpirationsverhältnisse, sondern auch noch andere Faktoren, welche für die Ausgestaltung pflanzlicher Organe von Bedeutung sind, abgeändert werden. Erwähnt mag nur werden, dass manche Veränderungen, welche der genannte Autor an unterirdisch gewachsenen Stengeln konstatierte, mit den Ergebnissen von Kohl an künstlich feucht gehaltenen Objekten, deren Transpiration also herabgesetzt resp. ganz unterdrückt ist, übereinstimmen, worauf übrigens der zuletzt genannte Forscher selbst hinweist, und dass diese Veränderungen sich nicht nur in quantitativer (in der Verdünnung der Zellwände und Hand in Hand damit gehend in der Verminderung oder im Schwund des Collenchyms, in der Reduktion des Holzteiles an unterirdischen Stengeln u. s. w.),

sondern auch in qualitativer Hinsicht äußert. Ein Beispiel hierfür liefern die in der Luft gewachsenen Stengel des Ricius, der Gurken und der Kartoffel, welche im Gegensatz zu künstlich in der Erde gezogenen Exemplaren einen Ring von verholzten Bastfasern besitzen, der jenen vollständig fehlt. Es ließe sich aus dieser Thatsache vielleicht schließen, dass zur Entstehung des Bastfaserringes in den Stengeln der genannten Pflanzen ein bestimmtes Transpirationsmaß notwendig ist, welches in der Erde nicht erreicht werden kann, man darf jedoch nicht vergessen, dass dieser Schluss deshalb unsicher ist, weil durch die Kultur unter der Erde nicht nur die Transpiration alteriert resp. unterdrückt, sondern auch das Licht abgeschlossen wird, dessen Einfluss auf die Gestaltungsprozesse der Pflanzen feststeht.

Ebensowenig brauchbar für unsre Zwecke wie die Untersuchungen Constantin's sind die in der Natur beobachteten Standortsviarietäten, da sich hier in den meisten Fällen ebenfalls nicht mit Bestimmtheit angeben lässt, ob die Veränderungen wirklich auf erhöhter resp. verminderter Transpiration oder auf irgend einem anderen Faktor beruhen. Ein Beispiel, wo die Veränderung mit Sicherheit auf erhöhte Transpiration zurückzuführen ist, führt Kohl in seiner oben zitierten Arbeit (S. 97) nach den Angaben von Andrée an. Es handelt sich hier um *Trifolium hybridum* L., welches an einem trockenen Standorte bei anhaltenden trockenen Ostwinden in die Varietät *Tr. elegans Savi* übergegangen war. Die Veränderungen, welche Alpenpflanzen in der Ebene und Flachlandpflanzen an erhöhten Standorten erfahren, sind für uns wenig brauchbar, da bei derartigen Kulturbedingungen ebenfalls eine ganze Anzahl von Faktoren gleichzeitig alteriert wird. Außerdem kommt hier noch hinzu, dass nach den Untersuchungen von Bonnier [8], welcher Pflanzen an verschiedenen hohen Orten in den Alpen und Pyrenäen kultivierte, die Veränderungen nur in quantitativen Unterschieden zu bestehen scheinen.

Ueberlegen wir uns nun schließlich am Ende dieses Paragraphen noch, worin das eigentliche Wesen der durch feuchte und trockene Umgebung hervorgerufenen Veränderungen besteht, so ergibt sich, dass die Hygromorphosen einen reinen negativ hemmenden Charakter, die Xeromorphosen dagegen einen positiv schaffenden haben. Viele Pflanzencharaktere entstehen nur, wenn das umgebende Medium einen gewissen Grad von Trockenheit besitzt d. h. wenn die Transpiration ein gewisses Maß erreicht hat. Dieses bestimmte Transpirationsmaß ist es also, welches als formativer Reiz bei den morphologischen Veränderungen an trockenen Standorten zu betrachten ist, und wir könnten in Folge dessen anstatt von Xeromorphosen auch von Transpirationsmorphosen sprechen, wenn dieses Wort nicht eine allzu barbarische Bildung wäre.

g) Ueber die Wirkungen des Aufenthaltes im Wasser und in der Luft (Hydro- und Aeromorphosen).

Im Anschluss an die gestaltende Wirkung erhöhter Transpiration wollen wir den Einfluss des Aufenthaltes im Wasser und in der Luft auf die Entwicklung jener Pflanzen besprechen, welche je nach ihrem Standort d. h. also auf dem Land oder im Wasser nicht nur eine andere innere Struktur, sondern auch äußerlich einen verschiedenen Habitus besitzen. Es sind also die amphibischen Gewächse, mit denen wir uns hier zu beschäftigen haben, während die echten Wasserpflanzen, welche außerhalb des Wassers nicht mehr zu gedeihen vermögen, unberücksichtigt bleiben werden. Manche der strukturellen Veränderungen, welche die amphibischen Pflanzen im Wasser zeigen, stimmen mit denen überein, welche Kohl durch Herabsetzung resp. Aufhebung der Transpiration erzielt hat, andere Merkmale des Wasseraufenthaltes lassen sich aber schwerlich durch den Einfluss unterdrückter Transpiration erklären und dürften deshalb anderen Faktoren ihre Entstehung verdanken. So ist namentlich daran zu denken, dass die statischen Momente und die Lichtverhältnisse im Wasser ganz andere als auf dem Lande sind und dass beide Faktoren die Gestaltung der Gewächse sehr wohl zu beeinflussen vermögen. Wegen dieser Unsicherheit, welche zur Zeit noch der Frage nach den Ursachen des differenten Baues der Land- und Wasserformen der amphibischen Pflanzen anhaftet, wollen wir uns zweckmäßigerweise ganz indifferent ausdrücken und in den Fällen, wo ein bestimmter Bildungsprozess mit dem Aufenthalt im Wasser verbunden ist, von Hydromorphosen, in jenen aber, wo der Aufenthalt in der Luft zum Auftreten eines gewissen morphologischen Charakters notwendig ist, von Aeromorphosen sprechen. Wir wollen mit den

Strukturellen Verschiedenheiten

zwischen Luft- und Wasserform der amphibischen Pflanzen beginnen und darauf erst die Differenz in der äußeren Form erörtern. Die quantitativen Unterschiede im anatomischen Bau, welche bisweilen sehr groß sind und sich sogar an echten unter Wasser gewachsenen Landpflanzen — wie Schenk [63] an *Cardamine pratensis*¹⁾ nachgewiesen hat — deutlich erkennen lassen, gehen uns selbstverständlich nichts an; sie äußern sich bei den submersen Gewächsen in einer dünnen Cuticula, in dünneren Zellmembranen, in der Reduktion der Gefäße, in der Vergrößerung der Blattstiele, in größeren Intercellularräumen etc.

1) Man könnte eventuell das Fehlen des Bastringes und der Bastbänder bei der Wasserform von *Cardamine* für eine qualitative Verschiedenheit halten, es zeigt sich jedoch, dass dies deshalb nicht erlaubt ist, weil das betreffende Gewebe im Wasser doch angelegt wird; es besteht aber nur aus dünnwandigen, langgestreckten Elementen, bei denen die Wandverdickung unterblieben ist.

Um morphogene Reize in unserem Sinne handelt es sich in allen diesen Fällen nicht; in vielen anderen morphologischen Veränderungen ist jedoch ihre Wirkung nicht zu verkennen. So kommt es z. B. häufig vor, dass mechanisch wirksame Gewebe (Bastfaserbündel, Colenchym- und Sklerenchymscheiden), welche bei den Landformen zugleich einen Schutz gegen übermäßige Transpiration bilden, überhaupt nicht mehr angelegt werden. In den anatomischen Arbeiten von Constantin¹⁾ [12] und Schenk [62] sind verschiedene Beispiele hierfür zu finden. Da in allen diesen Fällen im Wasser die Ausbildung von Geweben unterbleibt, welche bei den Landformen in Erscheinung treten, so ist das Auftreten dieser Bildungsprozesse vorläufig als eine Wirkung des Aufenthaltes in der Luft oder kurz als *Aeromorphose* zu bezeichnen.

Ein sehr eigentümliches Gewebe findet sich an den Wurzeln und Stengeln mancher Sumpf- und Wasserpflanzen. Dasselbe entsteht aus dem Korkkambium und zeichnet sich durch seinen Reichtum an Lufträumen aus, weswegen es von Schenk [64] mit dem Namen „*Aerenchym*“ belegt worden ist. In sehr schöner Weise ist dieses Gewebe z. B. von jenen Wurzeln von *Jussiaea repens* zu sehen, welche im Gegensatz zu den gewöhnlichen Wurzeln derselben Art ein begrenztes Wachstum und schwammigen Bau besitzen und aufrecht im Wasser fluten. Früher hielt man diese eigenartigen Wurzeln für Schwimmorgane, doch scheint Goebel [25] vollkommen im Recht zu sein, wenn er meint, dass dieselben im Dienste der Atmung stünden. Wichtig ist nun, dass diese Atmungsorgane nicht gebildet werden, wenn die Pflanze auf dem Lande gezogen wird. Goebel [25] hat Exemplare von *Jussiaea grandiflora*, welche ebenfalls solche luffterfüllte Wurzeln besitzt, Jahre lang in feuchtem Boden kultiviert, ohne dass es zur Bildung der Atmungswurzeln gekommen wäre. Ein Gewebe von ähnlichem Bau und gleicher Funktion findet sich auch an den Stengeln einiger Wasserpflanzen, so z. B. an den Internodien von *Desmanthus natans* und an den Sprossen von *Jussiaea salicifolia*, welche Goebel ebenfalls untersucht hat. „Stehen die Pflanzen trocken, so ist an ihnen kein „*Aerenchym*“ vorhanden. Steht aber — wie dies gewöhnlich der Fall ist — die Pflanze mit ihrem unteren Ende im Wasser, so sieht man dasselbe mit einem dicken Mantel von *Aerenchym*, welches das Hautgewebe gesprengt hat, umgeben“; und es ist von besonderem Interesse, „dass die Bildung des *Aerenchyms* nicht nur auf die unmittelbar mit dem Wasser in Berührung befindlichen Teile beschränkt ist, sondern — wie an den kultivierten Exemplaren mit Sicherheit festgestellt werden konnte — auch eine Strecke über den Wasserspiegel hinauf stattfindet. Es ent-

1) Die Abbildungen Constantin's sind deshalb besonders lehrreich, weil derselbe immer Querschnitte von Stengeln einer und derselben Pflanze, welche unter verschiedenen Bedingungen gewachsen ist, neben einander stellt.

steht infolge eines Reizes, welchen wir bis jetzt noch nicht genauer präzisieren können, und dieser Reiz wird auch eine Strecke weit fortgeleitet“ [25 S. 260). Da das Aërenchym¹⁾ sowohl an den Wurzeln von *Jussiaea repens* als an den Stengeln von *J. salicifolia* stets nur im Wasser nie aber auf den Lande entsteht, so können wir seine Bildung eine Hydromorphose nennen.

Sehr in die Augen fallend ist ferner der Einfluss des umgebenden Mediums auf die Bildung der Spaltöffnungen, welche bei den Wasserformen zahlreicher submerser Gewächse vollkommen unterbleibt, während die Luftformen derselben Arten Spaltöffnungen aufweisen. So besitzt z. B. *Hippuris vulgaris* nach Constantin [12] als Wasserpflanze absolut keine Spaltöffnungen, während die Blätter der Landform mit solchen bedeckt sind. Dem eben genannten Forscher glückte es ferner, *Hottonia palustris* außerhalb des Wassers zu kultivieren: auch hier bekamen die Blätter zahlreiche Spaltöffnungen. Ragt ein Blatt von der Wasseraloë, *Stratiotes aloides*, mit seiner Spitze in die Luft, so kann es vorkommen, dass nur diese Partie Spaltöffnungen aufweist. Können wir die Entstehung dieser letzteren in den angeführten und in vielen anderen Fällen als Aeromorphosen bezeichnen, so giebt es aber auch Beispiele, bei denen die Spaltöffnungsbildung durch andere Faktoren hervorgerufen wird. Nach den Angaben von Goebel können sich sogar Arten einer und derselben Gattung verschieden verhalten. So bekam *Isoëtes lacustris* keine Spaltöffnungen²⁾, obgleich sie 2 Jahre als Landpflanze kultiviert worden war, und im Gegensatz hierzu weist die submerse *Isoëtes Malinverniana* auch im Wasser stets Spaltöffnungen auf (cf. Goebel S. 238—244). Wir dürfen schließlich nicht unerwähnt lassen, dass die Schwimmblätter mit wenigen Ausnahmen nur auf der Oberseite Spaltöffnungen besitzen, dass dagegen bei Kultur auf dem Lande solche auch an der Blattunterseite entstehen können (z. B. bei *Polygonum amphibium*).

Nach den Angaben von Constantin [12] kann auch die Bildung von Haaren durch den Einfluss des umgebenden Mediums hervorgerufen werden, was z. B. an den Blättern von *Polygonum amphibium* der Fall ist, welche als Schwimmblätter nackt, an der Luft dagegen mit Haaren bedeckt sind.

1) Nebenbei sei bemerkt, dass ein biologisch ähnliches Gewebe auch von den Lenticellen und vom Holzkambium geliefert werden kann. In dem letzteren Falle ist die Luft jedoch nicht zwischen den Zellen, sondern in den abgestorbenen Zellen des Holzkörpers selbst enthalten. Beispiele: *Aeschynomene indica* *Hermisiera elaphroxylon*, das Schwimmholz der Nilländer. Vergl. Goebel l. c. S. 262 ff.

2) Dieser Beobachtung von Goebel steht eine andere von Al. Braun gegenüber, welcher am Feldsee und Titisee auf feuchtem Sand zwischen Steinen Landformen von *Isoëtes lacustris* beobachtet hat, die sternförmig ausgebreitete Blätter mit Spaltöffnungen besaßen (zitiert nach Schenk [61] S. 43).

Endlich müssen wir noch auf die Strukturunterschiede zu sprechen kommen, welche das Mesophyll bei den Land- und Wasserformen der amphibischen Gewächse aufweist. Sehen wir von der dünnen und zarten Beschaffenheit der Wasserblätter ab, so besteht das Hauptcharakteristikum derselben in dem vollkommenen Mangel des Pallisadenparenchyms. Man wird sich erinnern, dass die Reduktion dieses letzteren Gewebes auch ein Merkmal mancher Schattenblätter ist, und es liegt infolge dessen die Vermutung nahe, dass die Unterdrückung des Pallisadenparenchyms bei den submersen Gewächsen ebenfalls eine Lichtwirkung ist. Wenn wir bedenken, dass das Licht selbstverständlich im Wasser weniger intensiv als außerhalb ist, und dass dasselbe durch Trübungen noch bedeutend geschwächt werden kann, so leuchtet es ein, dass die Vermutung in vielen Fällen wirklich das Richtige trifft. Es muss jedoch hinzugefügt werden, dass zur vollständigen Erklärung der Struktur und Form der Wasserblätter der Einfluss schwacher Beleuchtung nicht auszureichen, ja dass letzterer in manchen Fällen nicht einmal zur Erklärung der unterdrückten Pallisadenparenchymbildung zu genügen scheint. Ein Beispiel hierfür liefert vielleicht folgende Beobachtung Goebel's (l. c. S. 316): Die Wasserblätter von *Ranunculus fluitans* sind „wiederholt dreiteilig verzweigt und mit sehr langen Zipfeln versehen“, welche auf einem Querschnitt eine zylindrische Form aufweisen. Die Epidermiszellen sind sehr reich an Chlorophyll, das undifferenzierte Mesophyll, in dessen Mitte das Gefäßbündel liegt, ist dagegen sehr arm daran. Im Gegensatz hierzu sind die Blätter der Landform weniger zerteilt und flach und dorsiventral gebaut; ihre Epidermis ist chlorophylllos und besitzt Spaltöffnungen, das Mesophyll ist deutlich in Pallisaden- und Schwammparenchym gesondert. Da nun die Blätter im Wasser fluten und infolge dessen keine bestimmte Richtung zu dem einfallenden Lichte zeigen, das letztere aber bei den Luftblättern der Fall ist, so könnte man glauben, dass die bestimmte Lichtlage der letzteren der Grund für ihre dorsiventrale Ausbildung sei. Nun hat aber Goebel Exemplare der Wasserform in ruhig stehenden Glasgefäßen gezogen, in denen die Blätter also immer dieselbe Lage zu den einfallenden Lichtstrahlen hatten, die radiäre Struktur blieb aber trotzdem erhalten, „obwohl die Spitzen der Pflanzen sich dem Wasserspiegel sehr genähert hatten“¹⁾. Goebel meint aus dieser Beobachtung schließen zu dürfen, dass der Mangel einer fixierten Lichtlage nicht der Grund für die radiäre Struktur der Wasserblätter sei. Es ist möglich, dass dies für diesen speziellen Fall d. h. für *Ranunculus fluitans* in der That richtig ist, doch ist darauf hinzuweisen, dass die schmallinealen Blätter der submersen Callitrichen

1) Da aus den kurzen Angaben Goebel's nicht zu ersehen ist, ob die Wasserblätter wirklich immer in derselben Richtung beleuchtet wurden, so wäre eine sorgfältige Wiederholung des Experimentes sehr erwünscht.

stets eine ungefähr horizontale Lage zeigen, gleichviel ob der Stengel gerade oder schief nach oben gerichtet ist, und dass dieselben eine deutliche dorsiventrale Struktur besitzen, indem ihr Assimilationsparenchym eine Differenzierung in eine obere und untere Lage aufweist. Schenk [61 S. 33] hält die fixierte Lage der Blätter für eine Folge ihres dorsiventralen Baues; es scheint mir jedoch nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen zu sein, dass sich die Sache gerade umgekehrt verhält d. h. dass die dorsiventrale Struktur eine Folge der bestimmten Lage der Blätter zu den einfallenden Lichtstrahlen ist. Gehen wir nunmehr zur Besprechung der

Veränderungen in der äußeren Form

über, so haben wir auch hier wieder quantitative und qualitative Differenzen auseinander zu halten, eine Aufgabe, die nicht gerade immer sehr leicht ist, denn es können schon durch quantitativ verschiedene Ausbildungen sehr große Abweichungen im äußeren Habitus erzielt werden. Ein Beispiel hierfür dürften vielleicht die kleinen zollhohen Räschen von *Myriophyllum* bieten, welche der Form nach von den Wasserformen ganz bedeutend abweichen, aber sich von ihnen vielleicht doch nur in quantitativer Hinsicht unterscheiden dürften. Auch bei den beiden Formen von *Hippuris vulgaris* ist die Abweichung im äußeren Habitus wohl nur durch quantitative Verschiedenheiten bedingt, wie es aus den Angaben von Goebel (l. c. S. 302) hervorzugehen scheint. Um qualitative Veränderungen handelt es sich nur dann, wenn dieselben durch wirklich verschiedene Bildungsprozesse zu Stande kommen.

Von den submersen Pflanzen liefert *Sagittaria sagittaeifolia* ein bekanntes und ausgezeichnetes Beispiel hierfür. Entwickeln sich die Samen oder die Knollen dieser Pflanze in tiefem oder rasch strömendem Wasser, so kommt es zur Bildung von außerordentlich (nach Goebel bisweilen 2 m) langen, halbdurchsichtigen bandförmigen Blättern; findet die Entwicklung dagegen in seichtem Wasser statt, so entstehen zunächst auch bandförmige Blätter, hat die Pflanze aber die Oberfläche erreicht, so bilden sich Blätter mit ovaler Spreite aus, welche zu Schwimmblättern werden können, und schließlich kommt es in der Luft zur Bildung der pfeilförmigen Blätter der Landform, welche durch allmähliche Uebergänge mit den ovalspreitigen und den grundständigen bandförmigen Blättern verbunden sind. Letztere sind natürlich auch in ihrem anatomischen Bau von den Schwimm- und Luftblättern vollkommen verschieden; uns interessiert jedoch in diesem Abschnitt nur noch die äußere Form. Betrachtet man den großen Unterschied, welcher in letzterer Hinsicht zwischen einem bandförmigen Wasserblatt und einem pfeilförmigen Luftblatt besteht, so leuchtet ohne weiteres ein, dass eine quantitative Veränderung des ersteren in

derselben Richtung nie und nimmer zur Form des letzteren führt; hierzu sind neue, ganz bestimmt verteilte Wachstumsprozesse notwendig. Land- und Wasserform von *Sagittaria* unterscheiden sich also in qualitativer Hinsicht von einander!

Bei *Alisma plantago* und *A. natans* sind ähnliche Verhältnisse anzutreffen: Die Schwimm- und Luftblätter besitzen eine löffelfartige Spreite, während die Tiefwasserblätter bandförmig resp. grasähnlich und schmallineal sind.

Auch bei den Wasserhahnenfüßen, deren außerordentliche Plastizität seit langem bekannt ist, sind die Unterschiede zwischen Land- und Wasserform qualitativer und nicht nur quantitativer Natur. Ein typischer Vertreter dieser Gruppe ist *Ranunculus aquatilis*, welcher neben den vielfach dichotom in zylindrische haarförmige Zipfel geteilten Wasserblättern und den weniger gespaltenen flachzipfeligen Luftblättern unter gewissen Umständen noch eine dritte Blattform, die sogenannten Gegen- und Schwimmblätter produziert, auf deren Entstehungsursachen wir weiter unten zurückkommen werden. Die Gestaltungsfähigkeit ist bei dieser Form so groß, dass die Land- und Wasserform nicht nur entstehen, wenn die Samen entweder im Wasser oder in der Luft keimen, sondern dass bei sinkendem Wasserspiegel die in die Luft geratenen Knospen zu Landsprossen auswachsen, ja dass einzelne Blätter desselben Sprosses oder gar einzelne Zipfel desselben Blattes modifiziert werden können. Ähnlich wie *R. aquatilis* verhalten sich auch *R. fluitans* und *R. divaricatus*, nur dass ersterer selten und letzterer nie Schwimmblätter bildet [Schenk 61 S. 26]¹⁾. Auch bei *Ranunculus Purshii* ist das Blatt der Landform in ausgeprägter Weise von den zerschlitzten Haarblättern der Wasserform verschieden, wie aus den Abbildungen von Goebel (l. c. S. 313 u. 314) sehr schön zu ersehen ist. Derselbe Forscher giebt auch eine Darstellung eines Sprosses von *Bidens Beckii*, einer nordamerikanischen Composite, bei welcher der Unterschied zwischen Wasser- und Luftblättern noch weit auffallender als bei den Hahnenfüßen ist (l. c. S. 307). Hier zeigt sich besonders deutlich, dass die beiden Blattformen wirklich qualitativ verschieden sind und verschieden verteilten Wachstumsprozessen ihre Entstehung verdanken.

Von den Schwimmpflanzen sei zunächst *Potamogeton natans* erwähnt. Dieses Laichkraut entwickelt zunächst bandartige Wasserblätter und sodann langgestielte Schwimmblätter mit breiter, elliptischer Spreite. Die Gestalt der Luftblätter der Landform ist derjenigen der Schwimmblätter gleich; nur die Stiele sind bei letzteren länger als bei den ersteren. Von Interesse für uns ist nun ein Experiment Goebel's,

1) Vergl. hierzu neben Askenasy [2] auch die Abhandlungen von Rossmann, deren Titel bei Goebel zu finden sind.

aus welchem sich der Einfluss des Mediums zu erkennen gibt¹⁾. „Die Landform mit kurz gestielten, derben Blättern wurde in ein Glasgefäß versenkt. Schon nach kurzer Zeit ergaben sich charakteristische Veränderungen. Es bildeten sich nämlich zunächst länger gestielte Blätter mit schmalerer Spreite, diese letztere besaß in den Epidermiszellen der Blattoberseite Chlorophyll und zeigte nur äußerst vereinzelte Spaltöffnungen, so dass also der umbildende Einfluss des Mediums auf die Struktur des Blattes (welches zur Zeit der Versenkung in Wasser jedenfalls schon angelegt war) deutlich hervortritt, obwohl Wasserblätter von dieser Form sonst bei *Potamogeton natans* nicht vorkommen²⁾. Die Laubblätter gingen im Wasser bald zu Grunde. Nach dem soeben geschilderten Blatte entwickelte sich ein noch länger gestieltes, dessen Blattspreite sich nicht mehr ausbreitete, und darauf folgten lange, einfach bandförmige Blätter; die Reihenfolge war also gerade die umgekehrte, wie bei den im Wasser wachsenden Pflanzen“. Dass zur Bildung der elliptischen Schwimmblätter anders gerichtete Wachstumsprozesse notwendig sind, als zu der bandförmiger Wasserblätter liegt auf der Hand. Der Unterschied zwischen den beiden Blattsorten besteht also nicht nur in quantitativen, sondern auch in qualitativen Abweichungen.

Letzteres scheint auch bei *Polygonum amphibium* der Fall zu sein, von dem bekannt ist, dass es mit derselben Leichtigkeit und Ueppigkeit auf dem Lande und im Wasser als Schwimmpflanze gedeiht. Land- und Wasserform sind sehr verschieden von einander — sowohl was ihre innere Struktur als auch ihren äußeren Habitus anlangt, wofür letzteren wir hier allein zu betrachten haben. Ein Teil der Differenz zwischen den beiden Varietäten beruht zunächst auch nur auf quantitativen Abweichungen, von denen nur die verschiedene Blattstielgröße³⁾ genannt sein mag. Die Form der Blätter und ihrer Oehrea d. i. der dütenförmigen Scheide der Blattanlagen scheint mir dagegen auf qualitativ verschiedenen Bildungsprozessen zu bestehen. Während nämlich

1) Vergl. hiermit jedoch die von Goebel l. c. S. 300 zitierten Beobachtungen von Mer.

2) Vergl. hierzu die gegenteiligen Bemerkungen Schenk's l. c. S. 68.

3) Die Stiele der Schwimmblätter vieler Pflanzen (z. B. von *Marsilia*, *Hydrocharis* und *Nymphaea*) oder auch die oberen Internodien der die Schwimmblattrosette tragenden Sprosse (z. B. *Trapa natans*) können sich bekanntlich in sehr weiten Grenzen den verschiedenen Wassertiefen anpassen. Nach den Untersuchungen von Karsten [31] wächst der Stiel so lange weiter, bis die Blattlamina mit dem Sauerstoff der Luft in Berührung gekommen ist. Letzteres übt also einen wachstumshemmenden Einfluss in diesem Falle aus, was sich deutlich zeigen lässt, wenn man die Blattlamina nach Erreichung der Wasseroberfläche mit einem Stück nassen Fließpapiers bedeckt oder wenn sich über der Wasseroberfläche eine sauerstofffreie Atmosphäre z. B. Wasserstoff befindet. Der Blattstiel setzt dann sein Wachstum fort.

die luftartigen Schwimmblätter eine breitlancettliche Spreite mit etwas herzförmiger Basis und eine glatte und kahle Oberfläche besitzen, und letzteres auch bei der Ochrea der Fall ist, sind die kaum gestielten Blätter der Landform schmallancettlich und zugespitzt und mit einer runzligen Oberfläche und einer mit langen, steifen Haaren besetzten Ochrea versehen [Schenk 61 S. 65].

Für unsere Zwecke ist es nicht nötig, noch weitere Beispiele für den Einfluss des Aufenthaltes in der Luft oder im Wasser auf die Ausbildung der äußeren Form der amphibischen submersen und Schwimm-Pflanzen anzuführen, wir wollen uns deshalb nunmehr zu der Frage nach dem

Wesen und den Ursachen der verschiedenen Gestaltung wenden. Die Besprechung der monokotyledonen Wassergewächse (*Alisma*, *Sagittaria* und *Potamogeton*) soll hier den Anfang machen.

Nach den Angaben von Goebel (l. c. S. 291 ff.) bilden die Keimpflanzen von *Sagittaria* — mögen sie sich in seichtem Wasser oder auf dem Lande entwickeln — immer zuerst eine Anzahl bandförmiger Primordialblätter. Dieselben sind in den beiden differenten Medien nur insoweit von einander verschieden, als sie in der Luft kürzer (nur einige Centimeter lang im Gegensatz zum Aufenthalt im Wasser, wo sie oft über 1 m Länge erreichen) sind und einen anderen anatomischen Bau aufweisen. Nach der Bildung einer Anzahl dieser primären bandförmigen Blätter kommt es dann im seichten Wasser oder auf dem Lande allmählich zur Entstehung der pfeilförmigen Luftblätter, welche jedoch in tiefem oder raschfließendem Wasser unterbleibt. Unter den letzteren Bedingungen fährt also die Pflanze immer fort, verlängerte und anatomisch veränderte Primordialblätter zu erzeugen. Die pfeilförmigen Luftblätter durchlaufen nun aber während ihrer individuellen Entwicklungsgeschichte — zwar in einem minimalen Maßstabe — ebenfalls sämtliche Uebergangsformen, welche zwischen ihnen und den bandförmigen Primordialblättern bei der Entwicklung der ganzen Pflanze vorkommen; wir können infolge dessen sagen: die bandförmigen Wasserblätter sind ein in quantitativer Hinsicht weiter ausgebildetes Entwicklungsstadium der Pfeilblätter, welches unter dem Einfluss des Mediums eine von den Luftblättern abweichende histologische Differenzierung erhalten hat. Der Aufenthalt im Wasser bringt also die gestaltliche Ausmodellierung der Blattanlagen eher zum Stillstande als der Aufenthalt in der Luft.

Ueber die Frage, worin nun eigentlich die Ursache für die Unterdrückung der zur Pfeilform führenden Wachstumsprozesse zu suchen ist, verbreitet ein Versuch Goebel's wenigstens ein gewisses Licht. „Einige aus Knollen entwickelte Pflanzen (von *Sagittaria*), welche schon eine Anzahl bandförmiger Blätter besaßen, wurden unter Glas-

glocken als Landpflanzen kultiviert, die einen am Licht, die anderen in der Dunkelkammer. Von beiden blieb nur je eine Pflanze am Leben. Die Lichtpflanze brachte es bald zur Bildung pfeilförmiger Blätter, sie hatte Mitte Juli zwei bandförmige Blätter (die übrigen in der Knospe angelegt gewesenen waren schon vertrocknet), zwei Uebergangsblätter und fünf pfeilförmige, die Dunkelpflanze dagegen entfaltete nur — natürlich etiolierte — bandförmige, obwohl sie gar nicht im Wasser wuchs“ (l. c. S. 295). Sollte dieses Resultat durch weitere Untersuchungen bestätigt werden, so würden daraus folgen, dass zur Einleitung der Wachstumsprozesse, welche zu den Pfeilblättern führen, eine bestimmte Lichtintensität notwendig ist, welche in tiefem oder rasch fließendem Wasser nicht erreicht wird, weswegen hier die Blattbildung auf einer niederen Stufe der Ausmodellierung stehen bleibt. Die Aeromorphose, welche zur Erzeugung von Pfeilblättern bei Kultur in der Luft führt, wäre also in diesem Falle auf eine Photomorphose zurückgeführt worden.

In gleicher Weise wie bei *Sagittaria* sind nach den Angaben von Goebel die Verhältnisse auch bei *Alisma plantago*, *A. natans* und *Potamogeton natans* aufzufassen: Auch hier bedeutet die Entstehung von bandförmigen Wasserblättern das Stehenbleiben auf einer früheren Stufe der äußeren gestaltlichen Ausbildung.

Ganz anders liegen nun aber die Verhältnisse bei den dikotyledonen Wasserpflanzen, den Wasserranunceln und vielen anderen. Die vielfach zerschlitzten Haarblätter der Wasserform sind nämlich hier in Bezug auf ihre äußere Gestalt weder mit den Primordialblättern der Landform oder einem Entwicklungsstadium der Luftblätter identisch noch kann man umgekehrt letztere als einfache fixierte Durchgangsstadien der Wasserblätter ansehen. Beide Formen gehen vielmehr zwar aus identischen Anlagen hervor und entwickeln sich auch eine Zeit lang in gleichem Sinne, dann aber gehen die Wege auseinander; welche Richtung hierbei die Wachstumsprozesse einschlagen, d. h. also ob eine möglichst große Zerteilung in lauter zylindrische, haarförmige Zipfel oder eine mehr flächenhafte Ausbreitung der Blattsubstanz zu Stande kommt, dies hängt von der Beschaffenheit des umgebenden Mediums ab. Beim Aufenthalt in der Luft wird also die Zerteilung von einem gewissen Momente an sistiert und die flächenhafte Ausbreitung angefangen, während im Wasser die letztere unterdrückt und die erstere weiter getrieben wird. Auch die Anlage und die ersten Entwicklungsstadien der nierenförmigen Schwimmblätter, welche von Askenasy [2] auch „Blüttengegenblätter“ oder „Gegenblätter“ genannt worden sind, weil sie den Blüten gegenüberstehen¹⁾ stimmen mit denen

1) Vergl. hierzu außer Askenasy [2] auch Karsten [31] und Goebel l. c. S. 310 ff.

der Wasserblättern und also auch mit denjenigen der Luftblätter überein, nur dass hier die Spreite eine noch geringfügigere Zerteilung, dafür aber eine um so größere Flächenentwicklung erfährt. Die „Gegenblätter“ entstehen nur, wenn sich die Pflanze zum Blühen anschickt; über die speziellen Ursachen ihrer Bildung herrscht aber zur Zeit noch wenig Klarheit, doch ist so viel klar, dass sich verschiedene Ursachen an ihrem Zustandekommen beteiligen müssen. Einmal nämlich genügt die Blütenbildung resp. vielleicht ein hierbei gebildeter spezifischer Stoff allein zur Erzeugung von Schwimmblättern nicht, denn werden die blühenden Pflanzen unter Wasser versenkt, so entstehen den Blüten opponierte Wasserblätter resp. Uebergänge zwischen beiden Formen. Sodann ist aber auch der atmosphäre Sauerstoff, dessen Beteiligung an der Gegenblattbildung man nach einem Experiment von Karsten [31] für wahrscheinlich halten konnte, weder allein noch im Verein mit den während der Blütenbildung geschaffenen inneren Bedingungen zur Bildung von Schwimmblättern ausreichend, da blühende Landpflanzen nie solche produzieren. Es geht daraus hervor, dass zur Entstehung der letzteren sehr komplizierte ursächliche Verhältnisse notwendig sind, welche noch der Aufklärung harren. Diese bleibt ebenso wie die Analyse der weiter oben genannten Aero- und Hydromorphosen zukünftigen Forschungen vorbehalten.

Am Ende unserer Erörterungen über die inneren anatomischen und äußeren formalen Verschiedenheiten zwischen den Land- und Wasserformen der amphibischen Gewächse angelangt wollen wir noch kurz auf

die Zweckmäßigkeit in der Reaktion

auf den Einfluss des umgebenden Mediums hinweisen. Da bei dem Aufenthalt im Wasser der Transpirationsstrom, welcher den Blättern Wasser und anorganische Stoffe zuführt, wegfällt, so ist z. B. eine Verdünnung der Cuticula und der Zellwände zweckmäßig, denn es wird hierdurch die Aufnahme der notwendigen Baumaterialien aus dem umgebenden Medium erleichtert. Auch die Zerschlitzung der Blätter, wie sie u. a. bei *Myriophyllum* und den Wasserhahnenfüßen ausgebildet ist, kann als eine zweckmäßige Einrichtung zu der veränderten Art und Weise der Nahrungsaufnahme angesehen werden. Für die veränderten Bedingungen der Atmung ist offenbar die große Entwicklung von Interzellularräumen und in manchen Fällen von Aërenchym äußerst zweckmäßig, da hierdurch eine innere Atmosphäre geschaffen wird, welche den Gasaustausch der im Innern gelegenen Gewebe besorgt¹⁾. In zweiter Linie kommt sodann die Bedeutung der Interzellularräume für die Verminderung des spezifischen Gewichtes

1) Vergl. Goebel l. c. S. 249 ff.

resp. für den „Auftrieb“ in Betracht. Weitere Eigenschaften der Wasserformen durchzusprechen verlohnt sich nicht, ein jeder kann dies nach seinem Belieben weiter ausführen; das Gesagte genügt zur Begründung des Satzes für die zweckentsprechende Reaktion der amphibischen Gewächse auf die veränderten Existenzbedingungen im Wasser vollständig.

Zu dem gleichen Resultat gelangen wir aber auch, wenn wir einen Blick auf die Ausbildung der Landform werfen. Als Schutz gegen zu starke Transpiration ist eine Verdickung der Cuticula und der Zellwände, Entstehung von Collenchym- und Sklerenchymscheiden zweckmäßig. Zur Regulierung der Transpiration sind Spaltöffnungen notwendig, welche im Wasser unnütz sind; zur Aufrechterhaltung der Pflanzen bedarf es einer stärkeren Ausbildung der mechanischen Gewebe, und zum Zuführen des nötigen Wassers und der anorganischen Bestandteile müssen die Leitbahnen besser als im Wasser ausgebildet werden. Auch die schlaffen Wasserblätter können in der Luft nicht mehr funktionieren, sie werden durch straffere Blätter mit breiterer Spreite ersetzt; kurz die Zweckmäßigkeit der Reaktion springt auch bei den Charakteren der Landform dem Beobachter überall in die Augen.

b) Ueber den Einfluss sauerstoffreichen Wassers auf die Organbildung von *Tubularia*. Oxygenomorphose.

Wir wollen in diesem letzten Paragraphen einiger Thatsachen gedenken, welche Loeb [36] bei seinen bekannten „Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere“ festgestellt hat und welche in den vorhergehenden Abschnitten nicht recht untergebracht werden konnten. Sie wurden von dem genannten Forscher an *Tubularia mesembryanthemum* entdeckt, als er diese Form auf ihre Polarität hin untersuchen wollte. Er hatte zu diesem Zwecke einer Anzahl Polypenstämmchen die Hydranthen und Stolonen abgeschnitten und einige derselben sodann mit dem aboralen, andere dagegen mit dem oralen Ende in den Sand des Aquariums gesteckt. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit stellte es sich nun heraus, dass an den Stämmchen beider Kategorien an dem freien von Wasser umspülten Ende neue Hydranthen entstanden waren. Eine Polarität ist also bei *Tubularia* nicht vorhanden; welches Ende eines abgeschnittenen Stämmchens das neue Polypenköpfchen bildet, dies hängt von den äußeren Bedingungen ab, denen die Schnittenden ausgesetzt sind: das im Sande steckende Ende erfährt keine Neubildung, das frei in das Wasser ragende dagegen lässt das neue Köpfchen aus sich hervorgehen. Nach diesem Resultate war es zu erwarten, dass man in jenem Falle ein Stämmchen, das an beiden Enden in Hydranthen ausläuft, erhalten muss, wenn man dasselbe so aufhängt, dass beide Schnittenden vom Meerwasser umspült werden.

Das Experiment bestätigte diese Schlussfolgerung auf das glänzendste, doch stellte es sich dabei heraus, dass das Köpfchen am oralen Ende fast stets eher erschien als am aboralen; die Differenz konnte Tage, ja sogar Wochen betragen.

Fragen wir uns nun nach der eigentlichen Auslösungsursache der Köpfchenbildung, so gehen wir nicht fehl, wenn wir dieselbe in einem bestimmten Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums suchen. Ein Experiment von Loeb macht diese Vermutung zur Gewissheit. Wird nämlich ein abgeschnittenes *Tubularia*-Stämmchen ohne Polyp in die Spitze einer Pipette und diese in den Sand des Aquariums gesteckt, so bildet sich an dem Ende, welches in das Wasser der Pipettenröhre hineinragt, nur ausnahmsweise, an dem anderen, von sauerstoffreichem Wasser umspülten dagegen fast stets ein neuer Polyp. Hiernach ist es also mit Sicherheit der Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums, welcher an dem Schnittende jene Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit setzt, welche zur Polypenbildung führen.

(Fortsetzung folgt.)

Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (*Macrobiotus Macronyx* Duj.).

Vorläufige Mitteilung II.

Von R. v. Erlanger,

Privatdozent der Zoologie.

Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.

Ziemlich reichliches Auftreten von *Macrobiotus Macronyx* in dem Altrhein bei Neuhofen im Januar und März dieses Jahres erlaubten mir weitere Beobachtungen über die Biologie und Embryologie dieser Form anzustellen.

Eierballen kamen ziemlich häufig vor, jedoch waren sie im Gegensatz zu dem im Jahre 1893 von Herrn Lauterborn konservierten Material von den Weibchen getrennt, d. h. die Eier waren, wie gewöhnlich angegeben wird, in der abgestreiften Chintinhaut des mütterlichen Tieres abgelegt, während 1893 die meisten Weibchen die alte Haut noch mit sich herumschleppten. —

Die Beobachtung zahlreicher lebender Individuen zeigte zunächst, dass entgegengesetzt dem Verhalten der landlebenden Tardigraden Männchen fast ebenso häufig wie Weibchen auftreten. Bekanntlich haben Doyère und Greef höchst selten Individuen mit Sperma angetroffen, was auch von Plate bestätigt wird, welcher bekanntlich zuerst nachwies, dass bei den Bärtieren die Geschlechter getrennt sind, während seine Vorgänger die Tardigraden für Zwitter hielten.

Bei einiger Uebung lassen sich die Männchen schon unter dem Präpariermikroskop leicht von den Weibchen unterscheiden. Dieselben sind durchschnittlich um die Hälfte kleiner als die Weibchen, beweglicher, viel durchsichtiger und farblos, während die Weibchen durch die im Ovar enthaltenen Eier eine gelbe bis braune Färbung aufweisen, welche vom Eidotter herrührt. Wenn man weiter erwähnt hat, dass die Männchen schlanker gebaut sind als die Weibchen, deren Eierstock im reifen Zustand eine mächtige Ausdehnung erlangt, so hat man alle Unterschiede erwähnt, abgesehen vom Unterschied im Inhalt der Gonade.

Die Spermatozoen von *Macrobiotus macronyx* scheinen nicht unerheblich in ihrem Bau von denjenigen der Landformen abzuweichen, da sie nämlich einfach fadenförmig sind und den von Greef und Platen beschriebenen Kopfanhang nicht besitzen, auch sind sie bedeutend länger mit schlankerem Kopfstück. Vielleicht lassen sich die Unterschiede im Bau der Samenfäden auf die verschiedenen Existenzbedingungen zurückführen.

Ebensowenig wie Platen konnte ich mich vom Vorhandensein eines Kopulationsorgans überzeugen, wie es Greef beschrieben hat, obgleich ich zahlreiche lebende und konservierte männliche Exemplare daraufhin untersuchte. Uebrigens schließt die Art, auf welche die Befruchtung hier erfolgt, die Existenz eines besonderen Begattungsorganes oder Penis aus.

Ich habe wiederholt Gelegenheit gehabt die Befruchtung unter dem Mikroskop zu verfolgen. Dieselbe erfolgt während der Eiablage. Die Eiablage selbst ist bei unserer Form bereits ganz richtig von Kauffmann beschrieben worden. Das Weibchen zieht sich zuerst stark in seiner Haut zusammen, auf etwa die Hälfte der normalen Länge. Auf diese Weise wird das Hinterende des Panzers vom zweiten Beinpaar ab leer und in diesen Raum werden die Eier durch den After ausgestoßen.

Während Kauffmann diesen Vorgang nur einmal gesehen hat, habe ich denselben etwa fünfzigmal beobachten und außerdem zuerst feststellen können, auf welche Weise die Befruchtung erfolgt.

Es war mir mehrmals beim Herausfangen einer legender Weibchen aufgefallen, dass ein Männchen an denselben herumkroch. Ich fing dann wiederholt derartige Pärchen mit einer feinen Pipette heraus, brachte sie unter ein Deckglas in einen Wassertropfen und beobachtete sie mit Immersion. Während nun in vielen Fällen die Befruchtung bereits erfolgt war, konnte ich dreimal beobachten, dass das Männchen in der Nähe des Hinterendes der Chitinhaut des Weibchens kleine Mengen Sperma ausstieß. Die Chitinhaut stülpt sich auf eine kurze Strecke des Enddarms ein und bildet ein kurzes den Enddarm aus-

kleidendes Rohr, welches sehr gut bei abgestoßenen Häuten zu sehen ist. Ebenso deutlich kann dasselbe bei erlegenden Weibchen wahrgenommen werden, wenn sie sich in der Chitinhaut zusammengezogen haben. Durch diese Afterröhre nun gelangen die Spermatozoen zu den Eiern, welche den leeren Raum in der hinteren Hälfte der Chitinhaut ausfüllen. In dieser Wanderung scheinen die Samenfäden wesentlich durch die pumpenden Bewegungen, welche das Weibchen in seiner Chitinhaut ausführt, unterstützt zu werden. Auch konnte ich wiederholt das Eindringen des Samenfadens in das Ei beobachten.

Ich komme nun zu den Vorgängen der Reifung und Befruchtung im Ei selbst.

Beobachtet man ein reifes Weibchen, welches leicht durch seine Größe und die Farbe seines Eierstocks auffällt, so erkennt man, dass fast die ganze Gonade von zwei Reihen von polygonal abgeplatteten Eiern ausgefüllt wird. Sind die Eier ganz reif, so werden sie von einer großen sehr deutlichen Spindel durchzogen, an deren Enden ich mit der Henny'guy'schen Methode die Centrosomen nachweisen konnte. Dieselben waren einfach. Die Spindel ist am lebenden Objekt ohne weiteres zu sehen, verschwindet aber kurz vor der Eiablage.

Wie schon erwähnt wurde, werden die Eier per Anum entleert und entbehren noch der Eihaut, was daraus ersichtlich ist, dass sie beim Passieren des Enddarms und Afters stark zusammengequetscht werden und bis zur Befruchtung durch die Bewegung des Weibchens sich gegenseitig in der Chitinhaut abplatten. Somit ist die Eihaut ein Produkt des Eies selbst und geht, wie ich glaube, direkt aus der Alveolarschicht des Eies hervor, welche am Eierstocke deutlich zu sehen ist, während ich dieselbe am befruchteten Ei nicht mehr wahrnehmen konnte.

Öffnet man die Chitinhaut eines Weibchens, welches eben die Eier abgelegt hat, so sieht man zunächst öfters einige Spermatozoen, welche nicht eingedrungen sind, während die Eier regelmäßig befruchtet sind.

An solchen lebenden Eiern erkennt man in der Gegend des einen Eipols (das Ei ist oval und zeigt etwa die Gestalt eines Hühnereies mit mehr abgestumpften Enden) unter der jetzt gebildeten starren Eihaut nur einen hellen Fleck. Lässt man die Eier sich unter dem Mikroskop weiter entwickeln, so bemerkt man zunächst, dass dieser helle Fleck größer wird und allmählich gegen den Mittelpunkt des Eies zu hineinwächst. Bald bemerkt man in der Nähe des entgegengesetzten Eipoles, ebenfalls an der Oberfläche, einen zweiten hellen Fleck, welcher nach und nach anwächst und allmählich dem Eimittelpunkt zutrückt. Während der zweite helle Fleck in das Einnere hineinrückt, ohne irgendwelchen Zusammenhang mit der Eiober-

fläche zu bewahren, bleibt der erste dauernd mit derselben durch einen hellen Raum verbunden, welcher die Gestalt eines Trichters oder Kegelmantels besitzt. Bei besonders günstigen Eiern kann man im Leben an der Oberfläche des Eies in der nach außen gekehrten Basis des Trichters eine Spindel sehen. Bald erkennt man weiter, dass sich hier ein Teil der Eioberfläche zu einem kalottenförmigen Richtungskörper abgeschnürt hat. Mittlerweile hat der erste helle Fleck an der Spitze des hellen Trichters fast den Mittelpunkt des Eies erreicht; es ist der weibliche Vorkern. Dementsprechend ist der zweite helle Fleck, welcher unterdessen ebenfalls bis zur Mitte des Eies angekommen ist und mit dem weiblichen Vorkern zusammenstößt, der männliche Pronucleus.

Nun fangen die beiden Vorkerne an gegenseitig einander abzuplatten und verschmelzen bald zum Furchungskern; trotzdem ist der weibliche Vorkern während der Kopulation immer noch mit der Eioberfläche durch den trichterförmigen hellen Raum verbunden, in welchem man aber jetzt auf dem Stadium der Verschmelzung an der Eioberfläche einen zweiten Richtungskörper bemerkt, welcher ebenfalls kalottenförmig wie der erste ist.

Soviel lässt sich an lebenden Eiern beobachten, abgetödete, mit Glycerin aufgehellte Eier lassen manches mehr erkennen.

Ein so behandeltes Ei kurz nach der Befruchtung zeigt in der Nähe des einen Eipols ganz deutlich eine sehr gedrungene garbenförmige Spindel, welche in ihrer Mitte einen Kranz von sehr kleinen chromatischen Elementen aufweist. Die innere Begrenzung des ersten kalottenförmigen Richtungskörpers schneidet die Spindel in der Mitte ihrer Längsachse durch. Am entgegengesetzten Eipol lässt sich der Kopf des eingedrungenen Spermafadens als ein sehr kleines bläschenförmiges Gebilde nachweisen.

Auf den nächstfolgenden Stadien streckt sich die Richtungsspindel immer mehr in die Länge und an ihrem proximalen Ende beginnt sich der weibliche Vorkern als ein kleines Bläschen zu bilden. Das Anwachsen des weiblichen Vorkerns erfolgt nicht dadurch, dass dieses Bläschen anwächst, sondern durch Aneinanderlagerung immer zahlreicher kleiner Bläschen.

In ganz entsprechender Weise vergrößert sich auch der männliche Pronucleus auf seiner Wanderung gegen das Eicentrum. Bald bildet sich an dem nach der Peripherie des Eies gerichteten Ende des männlichen Vorkerns eine Strahlung aus, in welcher ich öfters ein Centrosom bemerken konnte. Die Richtungsspindel zieht sich immer mehr in die Länge aus, während der weibliche Vorkern in einem Bogen nach dem Eicentrum rückt. Unterdessen bildet sie das zweite Richtungskörperchen, welches gerade so gebaut ist wie das erste, neben

welches es zu liegen kommt. Die Richtungsspindel bleibt durch ihr distales Ende mit dem zweiten Richtungskörper in Verbindung. Dadurch und wegen des bogenförmigen, vom weiblichen Vorkern zurückgelegten Weges wird die Richtungsspindel auch bald bogenförmig. Sie bleibt mit dem weiblichen Pronucleus bis zum Ende seiner Kopulation mit dem männlichen Pronucleus in Verbindung. Während dieser Vorgang sich vollzieht, tritt hinter dem weiblichen Pronucleus ebenfalls eine Strahlung auf. Unterdessen hat die Richtungsspindel ihren Zusammenhang mit dem weiblichen Vorkern aufgegeben, zieht sich stark zusammen und ist noch als mehr oder minder ansehnlicher Rest unter den Richtungskörpern zu sehen.

Nach erfolgter Kopulation der Vorkerne erfolgt sehr bald die Bildung der ersten Furchungsspindel, welche sich immer parallel der Längsachse des Eies einstellt, auf diesem Stadium sind die Centrosome wieder sehr deutlich.

Mittlerweile kann man im zweiten Richtungskörper eine Spindel entdecken und teilt er sich bald in zwei Hälften. Auch teilt sich öfters der erste Richtungskörper ebenfalls, doch konnte ich in diesem keine Spindel finden. Auf diese Weise entstehen vier Richtungskörper. Etwas Ähnliches konnte ich sonst nirgends in der Literatur beschrieben finden, doch habe ich diese Erscheinungen bei vielen Eiern, welche verschiedenen Eiballen angehörten, im Leben und auch im Präparat beobachten können. Dieselben sind kreuzförmig gelagert und bis zum 16. Zellenstadium meist noch deutlich zu sehen. Die Zweiteilung des Eies erfolgt senkrecht zur Längsachse, wobei dann die Richtungskörper seitlich zwischen beiden Furchungszellen zu liegen kommen. Sie bleiben auf der Oberfläche des Eies und zwar so, dass die erste Furche sie halbiert.

Die zweite Teilung erfolgt in der Art, wie sie Kauffmann beschrieb, indem die eine der beiden ersten Furchungszellen sich vor der anderen teilt und zwar wieder senkrecht zur Längsachse, aber senkrecht zur ersten Furchungsebene. Auf diese Weise erhalten wir ein Dreizellenstadium. Darauf teilt sich dann die zweite der beiden ersten Furchungszellen in derselben Weise und haben wir dann ein Vierzellenstadium. Dasselbe zeigt das für dieses Stadium charakteristische Verhalten, indem nur zwei von den vier Zellen, unter Bildung einer Querfurche, aufeinander stoßen, während die zwei anderen Zellen dadurch voneinander getrennt werden. Die Querfurche steht etwas schräg zur Längsachse.

Dann teilen sich alle vier Furchungszellen gleichzeitig und bilden ein Achtzellenstadium. Die nächste Teilung erfolgt wieder gleichzeitig bei allen Furchungszellen und gibt ein Sechzehnzellenstadium, aus welchem wieder durch simultane Teilung aller Zellen ein Zweihund-dreißigzellenstadium entsteht.

Da alle Furchungszellen gleich groß sind und bei jeder Teilung die einzelnen Zellen sich im Ei verschieben und aneinander hingleiten, so war es mir unmöglich die Furchung weiter zu verfolgen. Wie ich schon früher erwähnt habe, führt sie schließlich zur Bildung einer Blastula, welche aus sehr zahlreichen gleich großen Zellen besteht und eine etwas exzentrische dem Hinterende genäherte Furchungshöhle aufweist. Die Furchungshöhle ist schon auf dem 8. Zellenstadium zu sehen, wenn das Ei nicht gepresst wird.

Ferner konnte ich, meinen ersten Angaben entgegen, feststellen, dass der Embryo schon vor Verlassen der Eihaut Blutzellen gebildet hat.

Das Sprengen der Eihülle geschieht unter kräftigen Kontraktionen des Leibes und bohrenden Bewegungen der Zähne.

Beim eben ausgeschlüpften Jungen sind die Extremitätendrüsen relativ viel größer als beim erwachsenen Tier. Sie füllen nahezu die Hälfte der Extremität aus. Sie entstehen aus dem größten Teil der Cölomsäckchen. Die Extremitätendrüsen münden zwischen den Klauen durch eine deutliche Oeffnung aus und zeigen in ihrem Innern deutliche Sekretstränge. Die Entwicklung von der Befruchtung bis zum Ausschlüpfen nahm bei Zimmertemperatur von 17° etwa 12 Tage in Anspruch. Die Befruchtung vollzieht sich je nach der Temperatur in einem Zeitraum von 1 bis 2 Stunden. Die Furchung ist etwa nach 36 Stunden beendet.

Natürlich verläuft die Entwicklung im Freien weit langsamer und soll nach früheren Angaben etwa 20 Tage in Anspruch nehmen.

Endlich ließ sich feststellen, dass *Macrobiotus Macronyx* nach Austrocknen nicht wieder auflebt, wie die terrestren Bärtierenformen. Entsprechende Versuche mit den Eiern habe ich noch nicht gemacht.

Heidelberg, den 8. Mai 1895.

Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

Von Dr. Franz v. Wagner,

Privatdozent an der Universität Straßburg i. E.

In dem ersten Hefte ¹⁾ seiner „Zeit- und Streitfragen der Biologie“, sowie in der ersten Abhandlung ²⁾ seiner „Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte“ erörtert O. Hert-

1) Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwicklungstheorie. Jena, G. Fischer, 1894.

2) Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Arch. für mikr. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 44, pag. 285. 1895.

wig gegen die bezüglichlichen Auffassungen Weismanns polemisierend das Verhältnis der inneren Ursachen und äußeren Bedingungen der individuellen Entwicklung und knüpft daran die Aufstellung einer eigenen epigenetischen Entwicklungstheorie, für welche die Gleichstellung der Bedingungen als äußerer Ursachen der Entwicklung mit den inneren Ursachen derselben charakteristisch ist. Da ich späterhin in einem anderen Zusammenhange auf die diesem Gegenstande zu Grunde liegende Frage, ob die Ontogenie eine Epigenese oder eine Evolution darstelle, ausführlicher eingehen zu können hoffe, beschränke ich mich im Folgenden auf eine kurze¹⁾ Besprechung einiger in den angezogenen Darlegungen O. Hertwig's enthaltener Ausführungen, die mir einer sofortigen Richtigstellung dringend zu bedürfen scheinen.

1.

Um seine Ansicht über den Anteil, welcher den Ursachen und den Bedingungen der embryonalen Entwicklung an dieser zukommen soll, darzuthun und damit die gegenseitige Bedeutung Beider klar zu stellen, bedient sich O. Hertwig zweier frei gewählter Beispiele, durch deren Analyse die von diesem Forscher vertretene Auffassung des ontogenetischen Entwicklungsprozesses bewiesen werden soll. So viel ich sehen kann, liegt dem dabei zu Tage tretenden Gedankengange O. Hertwig's ein Fehler zu Grunde, der für die beabsichtigte Beweisführung verhängnisvoll ist.

Um dies nachzuweisen, ist es notwendig, die Beispiele O. Hertwigs und die an dieselben geknüpften theoretischen Deduktionen dieses Forschers hier wiederzugeben. Ich will, um jedes Missverständnis auszuschließen, die eigenen Worte O. Hertwig's anführen²⁾.

„Wir lassen 4 befruchtete Eier von *Rana fusca* sich gleichzeitig bei verschiedenen Temperaturen entwickeln, das eine bei -1°C , das zweite bei $+5^{\circ}$, das dritte bei $+15^{\circ}$ und das vierte bei $+25^{\circ}$. Vergleichen wir am dritten Tage die 4 Eier, so ist das erste noch ungeteilt, das zweite hat sich wahrscheinlich bis zur Keimblase entwickelt, das dritte zeigt schon die Medullarwülste deutlich hervortretend, das vierte ist schon ein Embryo, an welchem die Axenorgane, Medullarrohr, Chorda, Ursegmente gebildet sind und das Kopfende sich vom Rumpfteil absetzt. Somit sind aus den 4 befruchteten und gleichzeitig während dreier Tage in Entwicklung begriffenen Eiern 4 ganz verschiedene Entwicklungsprodukte hervorgegangen, die allerdings für den Kenner der Froschentwicklung zu einander in einem Abhängig-

1) Deshalb unterlasse ich in dem vorliegenden Artikel auch weitere Bezugnahmen auf die Literatur und halte mich ausschließlich an die beiden genannten Arbeiten O. Hertwig's.

2) Cf. Arch. f. mikr. Anat. Entw., I. c., pag. 329 ff.

keitsverhältnis stehen als Stufen eines Entwicklungsprozesses, die der Reihe nach durchlaufen werden müssen und nur bei unserem Experiment in Folge der ungleichen Erwärmung mit ungleicher Geschwindigkeit von den einzelnen Eiern durchlaufen worden sind. In welchem Faktor ist nun die eigentliche Ursache (*Causa efficiens*) dafür zu suchen, dass aus den 4 Froscheiern in jedem einzelnen Fall etwas Anderes geworden ist. Wie ich die Sache dargestellt habe, wird Niemand um die Antwort verlegen sein und die Antwort wird ohne Zaudern lauten, dass die ungleiche Wärmezufuhr die *Causa efficiens* ist, welche für die ungleiche Entwicklung der vier Froscheier verantwortlich zu machen ist und sie erklärt.

Als zweites Beispiel nehmen wir 2 befruchtete Froscheier und 2 frisch abgelegte Hühnereier und setzen von jeder Art eines einer Temperatur von 15°C . und je eines einer Temperatur von 38°C . aus. Wenn wir jetzt nach 3 Tagen zusehen, so hat bei der ersten Versuchsbedingung das Froschei sich bis zu dem Hervortreten der Medullarwülste entwickelt, das Hühnerei ist unverändert geblieben, im zweiten Fall dagegen hat sich das Hühnerei schon zu einem kleinen Embryo mit pulsierendem Herz umgewandelt, während das Froschei zwar in Zellen zerlegt, aber abgestorben ist und Zerfallserscheinungen zeigt. Suchen wir auch bei diesem Experiment die Ursache dafür zu ergründen, dass die unter denselben Bedingungen befindlichen Eier sich so ungleich entwickelt haben, dass das Froschei einen Embryo liefert, wo das Hühnerei unentwickelt bleibt und umgekehrt, so wird auch jetzt Niemand mit der Erklärung zaudern: Die eigentliche Ursache ist in der verschiedenen Organisation oder Anlage der beiden Eier zu suchen.

Aus den für die 2 Beispiele gegebenen, verschiedenartigen Erklärungen lässt sich leicht ein Widerspruch, wenigstens dem Anschein nach, herauskonstruieren. Man könnte uns vorhalten, dass wir dafür, dass das befruchtete, in einer Temperatur von 15°C . befindliche Froschei sich in 3 Tagen zu einem Embryo mit Medullarwülsten entwickelt hat, einmal die Erwärmung auf 15°C ., das andere Mal dagegen die Organisation der Eizelle als die „*Causa efficiens*“ angegeben hätten, das eine Mal also einen äusseren, das andere Mal einen inneren Grund; man könnte uns weiterhin fragen, welche von den beiden Ursachen nun in Wahrheit die wirkliche Ursache sei?“ — — —

„Zwei Disputanten können sich, je nach der Art und Weise, wie sie den Vergleich einrichten und die Frage formulieren, bald den äusseren, bald den inneren Grund als den eigentlichen Grund des Geschehens entgegen halten, hier die Wärme oder die Ernährungseinflüsse, dort die Organisation der Eizellen.

Der hierin liegende Widerspruch ist eben nur ein scheinbarer und

leicht zu lösender. Da jeder Entwicklungsprozess seinem Wesen nach, wie oben schon ausgeführt wurde, auf inneren und äußeren Ursachen beruht, so hat jede Veränderung, die an einer Anlage eintritt, stets in beiden ihren Grund und ist aus beiden zu erklären. Bei einer allgemeinen und erschöpfenden Untersuchung eines Entwicklungsprozesses ist es daher ebenso falsch, wenn ich den Grund in das Ei, als wenn ich ihn außerhalb desselben verlegen wollte, da der ganze oder volle Grund stets in beiden ruht.

Anders liegt die Sache, wenn ich im konkreten, der Beurteilung vorliegenden Fall den einen oder anderen Grund als eine für die Urteilsbildung nicht erforderliche Größe bei Seite setzen kann. Die inneren Ursachen kommen nicht in Betracht, wenn ich den Grund für die Verschiedenheiten der bei ungleichen Temperaturen ungleich entwickelten Froscheier wissen will; denn ich mache hier mit Recht die auf anderen Erfahrungen beruhende Voraussetzung, dass die zum Versuch benutzten Froscheier ein gleichartiges Material mit durchaus gleicher Temperatur auch gleich entwickelt haben würden. Folglich können die später zur Erscheinung kommenden Verschiedenheiten nur durch die ungleiche Erwärmung in die Eier hineingetragen sein.

Und umgekehrt kann ich in dem Experiment, in welchem Frosch- und Hühnereier bei gleicher Temperatur gezüchtet wurden, bei den sich zeigenden Verschiedenheiten den äußeren Grund unberücksichtigt lassen, weil die Versuchsbedingungen genau die gleichen sind; der Erklärungsgrund ist dann allein im Ei zu suchen.“

Diese Beweisführung ist unzutreffend, weil die beiden Beispiele O. Hertwig's tatsächlich genau dasselbe bezeugen und dazu gerade das Gegenteil von dem, was dieser Forscher damit beweisen wollte.

Wenn die Eier des Frosches bei verschiedenen Temperaturstufen sich untereinander ebenso verschieden verhalten wie diese und die Eier des Hühnchens bei gleicher Wärme, so folgt aus diesen Befunden doch nur für eine oberflächliche Betrachtungsweise, dass im ersteren Fall die Temperatur, im letzteren dagegen die Eizelle selbst die Ursache dieses Verhaltens abgibt, denn, sowie man der Sache auf den Grund geht, erkennt man alsbald, dass der ursächliche Zusammenhang der differentiellen Erscheinungen in jenen Beispielen ein anderer ist.

Das Ei des Frosches und das Ei des Hühnchens bedürfen wie alle tierischen Keimzellen zu ihrer Entwicklung gewisser äußerer Bedingungen, zu welchen auch diejenigen eines bestimmten Temperaturstandes gehört. Halten wir uns, da uns hier nur dieser Faktor interessiert und da ja, was von diesem gilt, auch für die übrigen Bedingungen zutrifft, zunächst nur an die Wärme. Jedermann weiss, dass jedes tierische Ei zu seiner Entwicklung einer bestimmten Tem-

peratur des umgebenden Mediums bedarf; ist diese Bedingung nicht erfüllt, so kann die Entwicklung, wenn die Wärmedifferenz nach der negativen wie positiven Richtung sehr enge Schranken nicht übersteigt, gegenüber dem normalen Geschehen verlangsamt oder beschleunigt werden; sobald aber jene Schranken überschritten werden, ist die Entwicklung selbst aufgehoben oder doch für die Folge sozusagen entgleist, d. h. den normalen Bahnen entrückt. Das heisst doch, dass die Entwicklung der tierischen Keime hinsichtlich ihres Wärmebedürfnisses von einer genau fixierten Temperaturhöhe — dem Optimum — und nur von diesem abhängig ist. Dass aber diese Entwicklung bei all den verschiedenen Tierarten sich ausnahmslos immer nur — wieder allgemein gesprochen — unter fest bestimmten Bedingungen normal zu vollziehen vermag, kann nur eine konstante Ursache, die vom Keime aus wirksam ist, also eine innere Ursache haben, und nicht in den wandelbaren Verhältnissen der Außenwelt begründet sein. Die Ursache der in den Beispielen O. Hertwig's zu beobachtenden Verschiedenheiten der Entwicklungsvorgänge ist demnach in beiden Fällen dieselbe und eine innere, in der Keimzelle gelegene, und nicht, wie O. Hertwig deduciert, einmal in der Temperatur und das andere Mal in der Organisation des Eies gegeben.

Diejenigen, welche wie O. Hertwig auf experimentellem Wege durch künstliche Abänderung der äußeren Entwicklungsbedingungen die Ursächlichkeit der Letzteren für die Embryonalentwicklung erweisen wollen, sind in einem seltsamen Irrtum befangen; sie missdeuten in einseitiger Richtung ihre Ergebnisse. Es entgeht ihnen vollständig, dass das Produkt einer solchen abgeänderten Entwicklung, mag es wie immer beschaffen sein, doch niemals ein lebens- und fortpflanzungsfähiger Organismus ist und damit gerade dessen entbehrt, was das normale Entwicklungsprodukt auszeichnet. Deshalb darf man dieses auch nicht mit dem künstlich erzeugten und früher oder später eben wegen seiner Anormalität absterbenden Gebilde ohne Weiteres in Vergleich setzen, als ob sie gleichwertige Bildungen wären. Um zu beweisen, dass die äußeren Bedingungen der Embryonalentwicklung Ursachen derselben seien, müsste man im Stande sein, durch künstliche Abänderung der äußeren Verhältnisse einen lebens- und fortpflanzungsfähigen Organismus hervorzubringen, der zudem von dem Bau des sonst unter normalen Bedingungen von der betreffenden Eizelle erzeugten Lebewesens irgendwie — selbstredend nicht teratologisch — verschieden wäre. Davon kann nach den bisherigen bezüglich Erfahrungen keine Rede sein, und ich glaube

auch nicht, dass eine ernstliche Hoffnung besteht, derartiges künftighin verwirklichen zu können. Gerade hierin liegt aber das wesentliche, weil entscheidende Moment für die kausale Beurteilung der individuellen Entwicklung: Weil nur ganz bestimmte und keine anderen Bedingungen für jede einzelne Art von Keimzellen zum normalen Ablauf der Entwicklung erforderlich sind, ist aufs Klarste dargethan, dass jede dieser Entwicklungen speziell für ihre Bedingungen und diese allein eingerichtet ist. Eine solche Einrichtung kann aber folgerichtig nur vom Ausgangspunkt der individuellen Entwicklung, also vom Keime her verursacht sein. Darauf beruht ja die Einheitlichkeit in der Reaktionsweise der tierischen Keime bei der künstlichen Entwicklung unter abgeänderten äußeren Bedingungen. Immer sind es dieselben Erscheinungen, Abweichungen von dem normalen embryonalen Geschehen, die, so verschiedenartig sie auch im Einzelnen sein mögen, doch darin übereinstimmen, dass sie als Störungen dieses Geschehens sich darstellen, welche dem Entwicklungsprodukt seinen normalen Charakter nehmen und einen teratologischen verleihen.

Man unterschätzt keineswegs die fundamentale Bedeutung der von Roux begründeten und in erfreulichem Aufschwunge begriffenen Entwicklungsmechanik, wenn man Folgerungen entgegentritt, welche aus den entwicklungsmechanischen Experimentalresultaten gar nicht gezogen werden können. Die Entwicklungsmechanik hat die Aufgabe, die Ursachenfolge in den succedierenden Formveränderungen des embryonalen Geschehens aufzuzeigen und bedient sich zu diesem Zwecke der experimentellen Methode. Durch zweckentsprechende Variation der äußeren Bedingungen und die dadurch erzielte Abänderung größerer oder kleinerer Abschnitte der Embryonalentwicklung sucht die Entwicklungsmechanik die Ursachen des Entwicklungsprozesses zu ergründen, d. h. diesen Letzteren auf die Potenzen in letzter Linie der Keimzellen zurückzuführen, und bezeugt damit deutlich, daß ihr jene äußeren Verhältnisse, die sie willkürlich bestimmt, eben nur Bedingungen und nicht Ursachen der Entwicklung sind. Was wäre auch damit für die kausale Beurteilung der ontogenetischen Vorgänge gewonnen, wenn man sich darauf beschränkte, festzustellen, dass in diesem Medium die normale Entwicklung so, in einem anderen anders abgeändert werde und dabei noch übersähe, dass in beiden Fällen die Entwicklungsprodukte lebensunfähig sind? Die Experimente sind nur notwendige Hilfsmittel, um die innere Mechanik des Geschehens, das sind eben die Ursachen desselben, erkennen zu lernen. Aus der besonderen Art, wie die Keimzellen und Embryonalstadien auf veränderte äußere Umstände reagieren, sucht die Entwicklungsmechanik über die diesen innewohnenden Fähigkeiten ins Klare zu kommen, um aus dieser Einsicht die Erkenntnis des normalen Ge-

schehens zu gewinnen. Es ist ein verhängnisvoller Irrtum, zu meinen, dass solche Experimente die Ursächlichkeit der äusseren Bedingungen für die normale Differenzierung des werdenden Embryo erwiesen, thatsächlich beweisen sie nur, dass die Keimzellen und Embryonalstufen genau so wie die fertigen Tierformen plastische Bildungen sind, die vermöge ihrer inneren Organisation auf verschiedene äussere Reize in verschiedener, eben durch ihre Organisation bedingter Weise reagieren, wobei die Adaption an bestimmte äussere Bedingungen so groß ist, dass schon bei verhältnismässig geringer Abänderung dieser Bedingungen, mithin zu erheblicher Variation der äusseren Reize ihr molekulares Gefüge zerstört wird und ihre Lebensfähigkeit erlischt. Das ist ein Ergebnis, das man auch, ohne sich allzu großer Kühnheit schuldig zu machen, hätte a priori konstruieren können, jedenfalls aber eines so umfassenden Aufwandes von Scharfsinn und Experimentierkunst nicht bedurft hätte.

Die Thatsachen der Ontogenie sind die einzige Erkenntnisquelle für das kausale Verständnis der Embryonalentwicklung, so weit es sich um die Möglichkeit unmittelbarer Wahrnehmung handelt. Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, dass die Keimzellen keineswegs ein Erstes und Ursprüngliches, sondern selbst schon ein Abgeleitetes, historisch auf stammesgeschichtlichem Wege Gewordenes sind: Ihre Qualität ist durch die durchlaufene phylogenetische Entwicklung bestimmt. Wenn wir in der Keimesgeschichte des Hühnchens ein Embryonalstadium auftreten sehen, in welchem deutliche Kiemenspalten ausgebildet sind, so wird Niemand im Zweifel sein, dass diese Embryonalstufe eine mechanische und gesetzmässige Folge der ihr vorausgegangenen darstellt. Dass aber die Ursachenfolge in der ontogenetischen Entwicklung des Hühnchens immer so verläuft, dass sie notwendig die angezogene Entwicklungsphase zur Entstehung bringt, beziehen wir, und zwar kausal, denn sonst wäre das Verfahren sinnlos, auf eine Vorfahrenform in der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Tierart, die in der Keimesgeschichte derselben die charakteristische Embryonalform verursacht. Da nun die Keimzellen die Träger der Vererbung sind, so kann jene Vorfahrenform nur dadurch ihre ursächliche Bedeutung für die individuelle Entwicklung unseres Hühnchens gewonnen haben, dass durch sie die Keimzellen ihrer Descendenten — gleichviel wie wir uns dies verwirklicht denken wollen — so beeinflusst wurden, dass dadurch das Embryonalstadium mit Kiemenspalten verursacht war. Was von dem einen Merkmal der Embryonalentwicklung gilt, trifft aber auch für alle anderen zu, es gilt von der ganzen Keimesgeschichte jeder Tierart. Verallgemeinern wir daher den ursächlichen Zusammenhang in unserem Beispiel zwischen Stammform, Keim und Ontogenie, so ergibt sich, dass die Keimzellen die Ursachenträger der Onto-

genie sind, weil sie es kraft ihrer historischen Genese mit Notwendigkeit sein müssen, denn sie stellen, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Ursachendepots der Stammesgeschichte der Tiere dar. Damit ist auch der Nachweis erbracht, dass das embryonale Geschehen nur von inneren Ursachen, der Keimesbeschaffenheit bestimmt werden kann und daraus folgt wieder, dass in kausaler Beziehung die Ontogenie niemals eine Epigenese, sondern nur eine Evolution darstellen kann. Und für die formale Gestaltung des embryonalen Geschehens wird dem entsprechend dieselbe Auffassung am Platze sein. Mit Recht bemerkt Roux¹⁾, in dieser Hinsicht, dass „Vorgänge, welche der formalen Betrachtung als Epigenesis sich darstellen, in Wirklichkeit vorwiegend oder rein Evolutionen sein können.“

Die Ursachen der Ontogenie liegen demnach im Keime, und nur zu ihrer Umsetzung in Geschehen, das sich uns als Wachstum, überhaupt Formveränderung im weitesten Sinne kundgibt, bedarf es äußerer Umstände, der Bedingungen. In beiden Beispielen O. Hertwigs bewirkt daher die Verschiedenartigkeit des Verhaltens einerseits der Froscheier untereinander, andererseits des Froscheies im Verhältnis zum Ei des Hühnchens der Wärme gegenüber dieselbe Ursache, die Qualität der Keimzellen, und diese ist kein äußerer, sondern ein innerer Faktor. Dass die Ursachen der Embryonalentwicklung allein im Keime liegen, jene also für diese im Voraus fixiert erscheinen, darauf deutet schon die Verschiedenartigkeit im Bau der tierischen Eizellen hin. Da können wir wahrnehmen, dass z. B. die Ausstattung der Keime mit Nahrungsdotter mit der Qualität der nachfolgenden Embryonalentwicklung ursächlich verkettet ist. Oder ist es ein Zufall, dass das Ei der Säuger so dotterarm und das der Vögel so dotterreich ist? Es kann gar kein Zweifel bestehen, dass erstere Thatsache mit der intrauterinen Ernährung des Embryos, die letztere mit der besonderen Entwicklungsweise des Embryo innerhalb der festen Eischalen zusammenhängt, ein Zusammenhang, der, wenn er einen Sinn haben soll, doch nur ursächlicher Art sein kann. Und was folgt daraus mit Notwendigkeit Anderes, als dass — mindestens im Dottergehalt — der Bau des Keimes für die folgende Entwicklung im Voraus eingerichtet ist?

1) Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschr. f. Biol., Bd. 21, 1885 (Citirt nach O. Hertwig's Angabe, da mir die Originalarbeit unzugänglich war.

(Schluss folgt.)

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. November 1895.

Nr. 22.

Inhalt: **Louis Pasteur 1822—1895.** — Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Fortsetzung). — F. v. Wagner, Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie (Schluss). — Kathariner und Escherich, Beitrag zur Biologie der Landmilchkrieten. +

Louis Pasteur

1822—1895.

Ein Jahrhundert ist verflossen, seitdem der große Lavoisier, ein Opfer der blutigen Schreckenszeit, sein Leben auf dem Schaffot endete. Heut empfängt sein Nacheiferer und gleich ruhmreicher Genosse L. Pasteur die höchsten Ehren der um seinen Tod trauernden Nation.

Wenn wir diese beiden Namen nebeneinander stellen, so geschieht es, weil sie beide einen ungeheuren Fortschritt in der Geschichte der Wissenschaften bezeichnen. Die moderne Chemie, Tochter der antiken Alchemie, hat sich in Wahrheit erst unter dem Einfluss Lavoisier's entwickelt, die moderne Medizin und Hygiene haben in gleicher Weise eine durchgreifende Umwandlung durch den Sieg der Ideen Pasteur's erfahren.

Selbstverständlich dürfen wir nicht vergessen, dass beide Forscher Vorläufer in ihrer Wissenschaft hatten. Vor Lavoisier und gleichzeitig mit ihm waren eine Reihe bedeutender Arbeiten in Deutschland und England entstanden. Vor Pasteur war die Vorstellung vom Einfluss der kleinsten Lebewesen schon geahnt worden und Jenner's Entdeckung schützte schon Tausende von Menschen vor der Pocken-gefahr. Aber was das Werk der beiden großen Meister auszeichnet, das ist die Strenge ihrer wissenschaftlichen Methode. Wenn vor ihnen ein unternehmender geistreicher Kopf solche Ideen entwickelte, erhoben sich immer schwerwiegende Einwände, fanden sich scheinbar siegreiche Gegner ein.

Nach den entscheidenden Versuchen Lavoisier's über die Zusammensetzung der Luft, nach Pasteur's Ranspermie ist ein ehrlicher Widerspruch nicht mehr möglich; die Schärfe der Untersuchung widersteht jeder Kritik, widerlegt jeden Einwand. Von da ab steht die Rolle, die der Sauerstoff als Verbrennungsmittel spielt, fest; die Vorstellung von der Urzeugung ist abgethan.

Pasteur wurde zu Dôle (Jura) am 27. Dez. 1822 geboren; obwohl aus einfacher Arbeiterfamilie stammend (sein Vater war Gerber), hatte er doch eine gute Schulbildung erhalten. Durch großen Fleiß und Energie gelangte der junge Pasteur in die Ecole normale supérieure und fast unmittelbar darauf wendet er sich chemischen Studien zu. Im Jahr 1846 wurde er Hilfslehrer für Naturwissenschaften, 1847 Docteur es science und dann bekleidet er nacheinander Professuren am Lyceum zu Dijon 1848, an der naturwissenschaftlichen Fakultät zu Straßburg 1849, ist darauf Dekan der naturwissenschaftlichen Fakultät zu Lille 1854; endlich kehrt Pasteur 1857 nach Paris zurück als naturwissenschaftlicher Leiter der Ecole normale supérieure, und von nun an sollte er das seitdem historisch gewordene Laboratorium der Rue d'Ulm erst verlassen, als er die Direktion des Institut Pasteur übernahm, das 1881 mit Hilfe internationaler Spenden gegründet worden ist.

Das Werk Pasteur's ist in einer Inschrift, welche der Pariser Gemeinderat am Laboratorium der Rue d'Ulm anbringen ließ, in lakonischer Großartigkeit zusammengefasst:

„Ici fut le laboratoire Pasteur:

1857 Fermentations,
1860 Génération spontanée,
1865 Maladies des vins et des bières,
1881 Virus et Vaccins,
1885 Prophylaxie de la rage“.

Die ersten Arbeiten Pasteur's, Arbeiten, die er mit 26 Jahren ausführte und durch welche er die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich lenkte, handeln von der Asymmetrie der Molekeln.

Mitscherlich hatte kurz vorher eine Abhandlung über die Tartrate und Paratartrate von Natron und Ammoniak veröffentlicht, zwei von Natur gleichartige Substanzen, die aber durch die Zahl, Anordnung und Abstand ihrer Atome auf sehr verschiedene Weise auf das Licht einwirken. Diese Beobachtung erregte Pasteur's Verwunderung, denn, wie er einmal sagt: „sich zu rechter Zeit wundern können, ist die erste Bewegung des Geistes in der Richtung des Entdeckens“.

Er zeigte, dass die Lösung von inaktivem Paratartrat zwei Salze enthält, von denen das eine rechts das andere links dreht und welche gleiche Krystallformen haben, nur dass sie in entgegengesetztem Sinn hemiedrisch sind.

Indem er dann seine Untersuchungen weiter ausdehnte, gelangte er zu folgendem allgemeinen Gesetz:

Einander nicht deckende Hemiedrie oder Asymmetrie der Molekeln zeigt das Vorhandensein von Drehvermögen auf polarisiertes Licht an und bestimmt den Sinn desselben, wenn die Lösungen mit chemisch neutralen Flüssigkeiten bereitet sind.

Es wird berichtet, dass in Folge einer Anfrage eines deutschen Industriellen Pasteur's Aufmerksamkeit auf die Gärungserscheinungen gelenkt wurde. Es handelte sich darum die Ursache gewisser Abweichungen zu finden, welche an unreinen Kalktartraten auftraten, die jener Fabrikant bei der Herstellung von Weinstein säure verwendete.

Die fortgesetzten Untersuchungen über die asymmetrischen Tartrate würden aber ohnehin zur Genüge erklären, wie Pasteur auf das Studium der Gärungserscheinungen geführt wurde.

Das Vorhandensein geformter Elemente in den gärenden Flüssigkeiten war schon bekannt: Cagnard de Latour in Frankreich, Schwann und Kützing in Deutschland hatten Untersuchungen über Bierhefe angestellt, aber was für verschiedene Erklärungen für diese Agentien wurden gegeben! Liebig unterstützte noch immer den dynamischen Gedanken von Stahl und de Willis. Für ihn war das Ferment eine in Zersetzung begriffene Substanz, welche die Gärung in Folge der Uebertragung ihrer Veränderung veranlasst; Berzelius verwarf sowohl die Theorie der Eremacausis von Liebig als auch die lebendige Natur der Hefekügelchen, in welchem er nur amorphe Gebilde sehen wollte. Nach seiner Ansicht genügte die katalytische Kraft zur Erklärung ihrer Wirkung.

Pasteur verfolgt nacheinander die Untersuchung der Milchsäuregärung, der Alkoholgärung, der Essigsäuregärung, der Buttersäuregärung und beweist, dass neben der Bildung von Kohlensäure und Alkohol sich unter dem Einfluss der Gärung noch andere Veränderungen vollziehen auf Kosten des Zuckers, dass man immer Glycerin und Bernsteinsäure findet, und er kommt zu dem sichern Schluss, dass der chemische Vorgang der Gärung im Wesentlichen ein der Lebensthätigkeit entsprechend verlaufender Akt sei, der mit dieser beginnt und aufhört, dass es keine alkoholische Gärung ohne gleichzeitige Organisation, Entwicklung, Vervielfältigung der Zellen und fortgesetztes Leben der schon gebildeten Zellen gibt.

Die Untersuchungen Pasteur's über die biologischen Verhältnisse der lebenden Zellen, deren notwendigen Anteil er dargelegt hat, führten ihn zu einer Reihe von Schlüssen, die der Industrie in hervorragender Weise zu Gute kommen werden.

Die bis dahin empirisch gehandhabte Essigfabrikation steht von dem Tage an auf wissenschaftlicher Basis, wo Pasteur gezeigt hat, dass das wirksame Prinzip, das *Mycoderma aceti*, bald den Alkohol

ganz verbrennt, wenn Sauerstoff im Ueberschuss vorhanden ist, bald nur eine unvollständige Verbrennung zu Essigsäure bewirkt, wenn wenig Sauerstoff vorhanden ist.

Die Bierindustrie zieht gleichfalls Nutzen aus seinen Arbeiten; er ist der erste, der auf den Unterschied der Hefearten aufmerksam macht, welche die Obergärung und die Untergärung hervorrufen, und er beweist die Unabhängigkeit dieser beiden Arten von einander; er versucht unter anderem die alkoholischen Hefen von den Fermenten der sogenannten „Bierkrankheit“ zu reinigen und durch geistvolle Methoden, über die wir uns hier nicht verbreiten können, gibt er das Mittel an, wie man reine Kulturen von *Saccharomyces cerevisiae* erlangen kann. Seitdem haben die Methoden von Hansen und Koch noch neue Verbesserungen in der Hefefabrikation herbeigeführt.

Indem er die Erfahrungen der empirischen Praxis bestätigt und ergänzt, empfiehlt er auch eine Reihe von Maßregeln, die bedeutende Verbesserungen in den Brauereien hervorriefen.

Diese Untersuchungen führten notwendig dahin, dass er in Kampf mit den Heterogenisten, mit den Verteidigern der Urzeugung geriet; der Kampf wurde ein erbitterter und heftiger, denn hinter der wissenschaftlichen Frage erhob sich leider die religiöse. Wie dem auch sei, nach zehn Jahren der Streitigkeiten und akademischen Erörterungen siegte Pasteur und auf die Theorie der spontanen Zeugung folgte die der Sporen. Eine neue Theorie, die unsere medizinischen Ansichten ändern, umstoßen sollte. In der Medizin verschwand die spontane Entstehung von Krankheiten, die Lehre von der Ansteckung erweiterte ihr Gebiet.

Vielleicht ging man im ersten Enthusiasmus zu weit, vielleicht hat man, zu ausschließlich mit den Mikroben beschäftigt, darüber den Kranken, das Terrain, vergessen!

Die Chirurgie war es zuerst, die von den neuen Lehren Nutzen zog. Neben dem Namen von Pasteur wird Niemand vergessen den von Lister anzuführen, der zuerst die neuen Ansichten der Antisepsie in die chirurgische Praxis einführte. Es scheint uns überflüssig noch weiter hinzuweisen auf die Umwälzungen, welche durch den Sieg dieser Lehre in der Chirurgie, der Geburtshilfe und der Hygiene überhaupt Platz gegriffen haben.

Folgen wir vielmehr Pasteur weiter in dem Verlauf seines fruchtbaren Lebens.

Im Jahr 1865 war die Seidenraupenkultur, die wenige Jahre vorher noch einen Wert von 130 Millionen darstellte, stark gefährdet. Der Ertrag belief sich nur noch auf 8 Millionen. Alle Raupen waren krank und starben, ehe sie sich eingesponnen hatten. Umsonst hatte die Regierung einen Preis von 500,000 Fr. für denjenigen ausgesetzt, der ein Mittel gegen die Krankheit fände und dadurch diese Industrie

rettete. Schon 1849 hatten Meurville, Fillipi, Osmia auf bewegliche Körperchen im Blut und in den Eiern der Seidenwürmer aufmerksam gemacht. Zehn Jahre später hatten Villadrani und Cornalia gezeigt, dass das Vorhandensein dieser Körperchen in direkter Beziehung zu der Krankheit stehe, dass man unter dem Mikroskop die kranken Eier von den gesunden unterscheiden könne. Aber so interessant auch diese Arbeiten waren, ließen sie doch zu viele Fragen noch offen.

In Folge eines Antrags von Dumas wurde Pasteur in speziellem Auftrag nach dem südlichen Frankreich geschickt. Es gelang ihm, nach Anwendung zweckmäßiger Methoden, den allmählichen Uebergang der Körperchen in die verschiedenen Entwicklungsstadien des Wurms nachzuweisen; er zeigte, wie die gesunden Tiere von den kranken Tieren durch die verunreinigten Blätter angesteckt werden konnten, bis er nach verschiedenen Schlussfolgerungen folgendes Mittel angibt: Gründlichste Desinfektion der verunreinigten Maulbeerpflanzungen und Anlage neuer Zucht von körperchenfreien Eiern. Die Seidenindustrie war gerettet. Am Tage von Pasteur's Beisetzung haben die Seidenzüchter aus dem südlichen Frankreich in dankbarer Verehrung einen Kranz gesendet, der aus den feinsten Seidencocons zusammengesetzt war.

Im Laufe seiner Untersuchungen gelangt Pasteur zu immer höhern Aufgaben. Aufeinanderfolgend nimmt er in Angriff: die Hühnercholera, den Schweinerotlauf und den Milzbrand. Im Verein mit seinen Schülern Chamberlant, Roux, Nocar verfolgt er im Wetteifer mit Toussaint und Chauveau die glänzende Reihe der Arbeiten, die ihn zur Abschwächung der Ansteckungstoffe führen.

Davaine in Frankreich, Pollender in Deutschland dürfen nicht vergessen werden, wenn von Milzbrand die Rede ist. Dennoch sind es auch hier die strengen Untersuchungen Pasteur's, die, gestützt auf die schönen Arbeiten seines großen Konkurrenten Koch, ermöglichen haben, die Einwände der Gegner der Mikrobentheorie zu widerlegen.

Davaine hatte die Impfbarkeit des Milzbrands durch milzbrandiges Blut gezeigt, aber es war nötig die Bakterien zu züchten, sie von den andern aus dem Blut stammenden Stoffen zu sondern. Durch Aussaat aufeinanderfolgender Kulturen erhielt Pasteur eine letzte Kultur, die ebenso virulent war wie die erste. Dann zeigt er, dass die durch Gyps filtrierte Flüssigkeiten, die hierdurch von ihren geformten Elementen befreit werden, inaktiv sind, dass aber der Rückstand, der auf dem Filter geblieben ist und aus Bakterien besteht, die Krankheit überträgt. Nachdem der Anteil der Bakterien festgestellt war, wurde die Art und Weise der Ansteckung untersucht.

Koch's Entdeckung der Sporen erklärt die erstaunliche Lebensfähigkeit der Keime. Pasteur zeigt den Anteil, welche Regenwürmer

bei dem Transport der pathogenen Keime eingescharrter Tiere auf die Erdoberfläche haben können, und auch den Einfluss, den stachelige Stoffe (Distelblätter, Grannen) bei der Ansteckung durch den Verdauungskanal ausüben.

Die Ursachen des Uebels entdecken war eine That, seiner Verbreitung aber direkt Einhalt gebieten, indem man sein Terrain widerstandsfähig machte, war eine größere. Pasteur machte sich an diese Aufgabe. Schon lang vor ihm hatte Jenner mit seiner bewundernswerten Entdeckung die Menschheit beglückt. Aber Jenner's Entdeckung war eine empirische, eine vom Zufall herbeigeführte, freilich einem Zufall, wie er nur Menschen von Genie begegnet, und auch nach jetzt hundert Jahren ist die Impfung die gleiche geblieben, wie sie der große Engländer angewendet hat. Der Gedanke der Verdünnung des Virus, von Pasteur herrührend, ist im Gegenteil die Folge einer Reihe methodischer, experimenteller Untersuchungen, die fortwährenden Veränderungen unterworfen wurden. So konnte sie, immer neu umgeformt, ihre Wirkung auf alle infektiösen Krankheiten ausdehnen und in gewissen Fällen sogar, wie bei der Hundswut, einen hervorragenden Einfluss auf eine Erkrankung ausüben, deren spezifischer Erreger noch unbekannt ist.

So entdeckte er bei der Untersuchung des Vibrio der Hühnercholera die abschwächende Wirkung des Sauerstoffs auf diesen Mikroorganismus. Er sah, dass die alten Kulturen, die der Luft ausgesetzt waren, bei den geimpften Hühnern stärkere oder geringere Anfälle erzeugten, je nachdem sie länger oder kürzer der Luft ausgesetzt waren, und dass die überlebenden Hühner gegen die virulentesten Kulturen widerstandsfähig wurden.

Die Erhitzung führt beim Milzbrand das gleiche Resultat herbei. Schon Toussaint hatte den Zustand der Immunität erhalten, indem er mit Blut impfte, das zehn Minuten lang auf 50° erhitzt worden war. Pasteur in Verbindung mit Chamberlant und Roux nahm diesen Versuch wieder auf. Indem sie die Bacillenkulturen während mehreren Wochen in Hühnerbrühe, die auf 45° erwärmt war, ließen, erhielten sie Kulturen, die eine verminderte Virulenz und die Fähigkeit besaßen, Immunität zu verleihen. Indem man diesen Impfstoff abändert und in zwei aufeinanderfolgenden Impfungen anwendet, zuerst den sogenannten schwachen, dann den sogenannten starken Impfstoff, werden die Tiere vor der Ansteckung von Milzbrand bewahrt.

Die Versuche von Pouilly le Fort waren so vollständig überzeugend, dass die Anwendung in der Landwirtschaft dadurch herbeigeführt wurde. Von 60 Hammeln wurden 10 als Vergleichsobjekte zurückbehalten, 25 erhielten zwei vaccinale Impfungen und einen Monat später wurden die 25 geimpften und die 25 nicht geimpften einer Impfung mit einer virulenten Kultur unterworfen. Wie es Pasteur

vorhergesagt hatte, waren nach 48 Stunden die 25 nicht geimpften Hammel gestorben, die 25 geimpften hatten widerstanden.

Noch eine dritte Art der Abschwächung hat Pasteur angegeben: den Durchgang des Virus durch verschiedene Tiere.

Die erste Demonstration dieser Methode wurde beim Schweinerotlauf gemacht. Das Blut des kranken Schweins wird einem Kaninchen eingeimpft; indem man dann aus dem Blut dieses Kaninchens Kulturen züchtet, erhält man ein abgeschwächtes Virus, das nun als Impfstoff für das Schwein dient. Die so erhaltene Immunität ist nicht von langer Dauer, ein Jahr ungefähr; aber diese Impfung genügt den Züchtern, weil das Schwein doch im Lauf des Jahrs geschlachtet wird.

Der Mikrob ist somit zahm geworden, man kann ihn abschwächen; man kann ihn aber auch im Gegenteil durch ein entsprechendes Verfahren verstärken, seine Wirksamkeit vermehren. Das in Folge des Durchgangs durch den Organismus des Hasen abgeschwächte Virus wird von Neuem tödlich für das Schwein, wenn man es vorher durch den Organismus der Taube gehen lässt.

Diese Methode der Abschwächung des Virus sollte Pasteur zu derjenigen Entdeckung führen, die ihn zum populärsten Gelehrten nicht nur in Frankreich, sondern in der ganzen Welt gemacht hat: die Prophylaxe und die Behandlung der Hundswut.

Und dennoch ist dies vielleicht die einzige Arbeit von Pasteur, wo der experimentelle Rigorismus keine genügende Grundlage besitzt. Der Mikroorganismus der Hundswut, den er glaubte gesehen zu haben, ist noch nicht bekannt; es ist ein unbekanntes Agens mit dem man operiert.

Man weiß nur, in Folge genauer Untersuchungen, dass das Virus der Hundswut seinen Hauptsitz im Nervensystem hat. Pasteur impft auf das Kaninchen mittels Trepanation eine Verdünnung vom Mark eines wutkranken Hundes. Das Kaninchen erkrankt 15 Tage nach der Impfung; aber durch die successive Uebertragung auf eine Reihe von Kaninchen gelingt es die Inkubationszeit auf 6 Tage herabzusetzen. Indem er dann an trockner Luft das Rückenmark der Kaninchen trocknet, erhält er eine Reihe von Markstücken, die je nach der Dauer der Trocknung eine verschiedene Virulenz besitzen. Macht man darauf einem Hund unter die Haut eine Injektion mit diesem in aseptischer Bouillon verdünnten Mark und beginnt mit einem abgeschwächten Virus (mehrere Tage getrocknetes Mark) um dann zu einem starken Virus (1 Tag altes Mark) überzugehen, so kann man dadurch das Tier immun machen. Eine englische Kommission sprach sich nach strenger Kontrolle für den großen Wert dieser Impfung aus. Pasteur zögerte lange Zeit, ehe er selbst das abgeschwächte Virus der Hundswut beim Menschen anwandte; aber endlich am 6. Juli 1885 unter Beistand von Vulpian und Grancher (da nach französischem Gesetz es Pasteur,

der kein Arzt war, nicht gestattet wurde, einen Menschen in Behandlung zu nehmen) wurde die erste Inokulation bei einem jungen Elsässer, Joseph Meister, der eine große Zahl Bisswunden hatte, ausgeführt. Seitdem verbreitete sich die Behandlung der Hundswut über die ganze Welt, und wenn Deutschland von dieser Entdeckung keinen Nutzen gezogen hat, so kommt es daher, dass eine zweckmäßige sanitäre Gesetzgebung die Wutkrankheit selbst im ganzen Reich fast ganz vertilgt hat.

Wir haben hier ein Bild von Pasteur's Lebenswerk in so kurzen Zügen entworfen, als uns möglich war, und waren genötigt eine Reihe von Arbeiten unbeachtet zu lassen, die genügend gewesen wären, einen andern Forscher berthmt zu machen. Wir glauben diese ungenügende Biographie nicht besser beenden zu können, als indem wir die edeln Worte anführen, die der große Gelehrte an diejenigen gerichtet hat, die am 27. Dez. 1892 gekommen waren, ihm die Huldigungen der ganzen gelehrten Welt zu überbringen:

„Endlich Sie, Delegierte der fremden Nationen, die so weit herkommen um Ihren Sympathien für Frankreich Ausdruck zu geben, Sie bereiten mir die innigste Freude, die ein Mann empfinden kann, der den unbesiegbaren Glauben hat, dass die Wissenschaft und der Friede triumphieren werden über die Unwissenheit und den Krieg, dass die Völker sich verbinden werden, nicht um zu zerstören sondern um aufzubauen, und dass die Zukunft denjenigen gehören wird, die am Meisten für das Heil der leidenden Menschheit gethan haben“.

P. Langlois (Paris).

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese.

Von Curt Herbst.

II. Hauptteil.

Die formativen oder morphogenen Reize.

(Fortsetzung.)

B. Innere formative (morphogene) Reize (qualitative Korrelation oder Induktion spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren).

Je länger wir uns im vorhergehenden mit den äußeren Faktoren zu beschäftigen hatten, welche auf die Gestaltung der Pflanzen von Einfluss sind, um so kürzer wird jetzt dieser Abschnitt ausfallen, wo wir uns mit den inneren formativen Reizen oder mit den qualitativen Correlationsercheinungen zu beschäftigen haben. Obwohl es nämlich auf der Hand liegt, dass in allen den Fällen von morphologischen Veränderungen, bei denen sich die Beteiligung eines äußeren morphogenen Reizes nicht nachweisen lässt, eine innere Ursache vorhanden sein muss, so ist doch bis jetzt fast in keinem Falle weder die Natur dieser Ursache noch ihr Ursprung irgendwie bekannt. Nur

in ganz vereinzeltten Fällen liegt wenigstens letzterer schon jetzt sicher zu Tage, so z. B. bei der Fruchtbildung der Phanerogamen, welche bekanntlich nur nach erfolgter Befruchtung in Erscheinung tritt, sonst aber ausbleibt. Das Anwachsen und die spezifische Ausbildung der verschiedenen Fruchthüllen wird also durch den sich entwickelnden Embryo ausgelöst, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass spezifische bei der Entwicklung des Keimlings gebildete Stoffe, welche die Zellwände auf größere Distanzen zu durchdringen vermögen, hierbei eine große Rolle spielen. Es wurde schon von vielen Seiten darauf hingewiesen, dass die Entwicklung der Frucht eine große Ähnlichkeit mit der Gallenbildung habe; sollte es also nicht erlaubt sein, in beiden Fällen eine analoge Ursache, nämlich einen formativen Reiz chemischer Natur anzunehmen, der in dem einen Fall von dem Gallentier, in dem anderen dagegen von der befruchteten Eizelle resp. von dem sich entwickelnden Embryo ausgeht? Man könnte hiergegen freilich einwenden, dass es Orangen und Weinbeeren ohne Kerne gibt, und dass dieselben trotzdem ebenso wohl entwickelt sind als gewöhnliche Früchte der gleichen Art mit Kernen. Hierauf muss jedoch erwidert werden, dass auch in diesen Fällen eine Befruchtung stattgefunden hat, dass aber die Samenanlagen nicht zur vollkommenen Ausbildung gekommen, sondern frühzeitig degeneriert sind.

Eine analoge Erscheinung wie die Bildung der Frucht der Phanerogamen ist die Entwicklung der „Hüllfrucht“ oder des Cystocarps bei den Florideen, welches sich ebenfalls erst nach erfolgter Befruchtung der Eizelle auszubilden beginnt. Wahrscheinlich spielt auch in diesem Falle, auf welchen übrigens auch Driesch in seiner neuesten Schrift [18] hingewiesen hat, ein formativer Reiz chemischer Natur eine Rolle.

Endlich wollen wir noch darauf hinweisen, dass bei den Farnen mit fertilen Blättern z. B. bei *Botrychium* der morphologische Charakter der letzteren durch einen formativen Reiz hervorgerufen wird, welcher von den Sporen resp. den Sporangien auf die Unterlage ausgeübt wird. Dies tritt in solchen Fällen sehr deutlich hervor, wo an einem Blatte nur einige wenige Sporangien ausgebildet sind: es besitzt dann nämlich nur der mit Sporangien bedeckte Teil den Charakter eines fertilen Blattes, während der übrige Teil normal gestaltet ist¹⁾.

Mit diesen wenigen Beispielen müssen wir uns zur Zeit begnügen. Die genaue Erforschung der zahllosen Induktionen spezifischer Gestaltung durch innere Faktoren bildet eine Hauptaufgabe der künftigen Forschung. Die Verteilung der äußeren und inneren formativen Reize auf zwei getrennte Kapitel wurde von uns besonders deswegen vorgenommen, um deutlich hervortreten zu lassen, eine wie verschiedene Rolle die beiden Reizkategorien im Tier- und Pflanzenreich spielen.

1) Vergl. Goebel [23 S. 110—112].

II. Allgemeines.

Nachdem wir in den vorstehenden Kapiteln einen Ueberblick über die speziellen Thatsachen gewonnen haben, welche bis jetzt über die formativen oder morphogenen Reize im Pflanzenreich und bei fest-sitzenden Tieren bekannt sind, wollen wir in den folgenden Abschnitten einige Punkte von allgemeinem Interesse hervorheben. Es wird sich hierbei zeigen, dass wir auf eine ganze Anzahl Fragen stoßen werden, welche denen im Prinzip gleichen, die wir in unsrer ersten Abhandlung über die Richtungsreize zu erörtern hatten.

a) Das „Spezifische“ der Reizreaktionen.

Obgleich es dem Leser klar sein wird, was das Wort „Spezifisch“ in der vorstehenden Kapitelüberschrift bedeutet, so dürfte es doch angebracht sein, bevor wir in medias res eintreten, eine genaue Definition unsres Ausdruckes zu geben. Ich verstehe also unter dem Spezifischen der Reizreaktion das Bestimmte sein der letzteren durch die inneren Dispositionen, welche der reagierende Körper zur Zeit der Reizeinwirkung aufweist. Will man diese Definition mehr an Ausdrücke anschließen, wie sie in der Mechanik üblich sind, so könnte man auch sagen, dass das Spezifische der Reizreaktion das Bestimmte sein der letzteren durch die Bedingungen des Systems oder durch die Konstruktion der Maschine ist, um mich noch deutlicher auszudrücken¹⁾. Und nun zur Sache selbst. Ueberlegen wir uns, auf wie viel verschiedene Weisen sich das Spezifische der Reaktionsfähigkeit äußert!

1) Ich glaube es ruht dies zunächst in der Thatsache, dass verschiedene Pflanzen auf denselben Reiz different reagieren können. Im Kapitel über die formativen Reize chemischer Natur haben wir so z. B. erfahren, dass die Gallmücke *Cecidomyia artemisiae* auf zwei *Artemisia*-Arten verschiedenartige Gallen hervorruft, und auch bei den übrigen formativen Reizwirkungen stoßen wir auf die gleiche Thatsache. Denn betrachten wir einmal die verschiedenartigen Bildungen, welche durch einen Berührungsreiz ausgelöst werden — das eine Mal sind es Haustorien, welche in die Wirtspflanze eindringen und für die Ernährung des Parasiten sorgen, das andere Mal entstehen dagegen Haftscheiben, welche die Kletterpflanze an einer Stütze befestigen —, so dürfte uns das Spezifische der Reizreaktionen deutlich vor Augen treten. Die Wirkungen des Lichtes und der Schwerkraft wären selbstverständlich ebenso geeignet, uns über den gleichen Sachverhalt aufzuklären. In den Fällen, wo äußerlich verschiedene Organismen in gleicher Weise auf einen und denselben Reiz reagieren, müssen natürlich trotz der äußeren morphologischen Verschiedenheiten gleichartige innere Dispositionen, gleichartige reizbare Strukturen vorhanden

1) Man vgl. hierzu Pfeffer [50 S. 1—9] und Driesch [17 S. 9—11 u. 18 178].

sein. Uebrigens dürften derartige Vorkommnisse nur bei einander nahestehenden Organismen anzutreffen sein, wie z. B. bei den oben erwähnten drei Eichenarten (*Quercus sessiliflora*, *Quercus pubescens* und *pedunculata*), an welchen *Aphilodrix lucida* Gallen von der gleichen Form hervorruft.

2) Ebenso wie die Thatsache, auf welche wir in den vorstehenden Zeilen kurz hingewiesen haben, dürfte auch jene ohne weiteres klar zu Tage liegen, nämlich dass ein Reiz, welcher an einem Organismus einen Bildungsprozess auslöst, an einem andern vollkommen wirkungslos sein kann. Ich glaube es ist nicht nötig diesen Satz mit der Aufzählung von Beispielen zu begründen; nur sei daran erinnert, dass sich auch das Lithium nach meinen bisherigen Untersuchungen nur bei einigen Seeigeln als wirksames morphologisches Reagenz erwiesen hat.

3) Von größerer Bedeutung als die vorhergehenden sind ohne Zweifel jene Thatsachen, welche zeigen, dass dieselbe Reizreaktion von verschiedenen Reizursachen ausgelöst werden kann. Wir hatten zwei hierher gehörige Beispiele kennengelernt, als wir von den formativen Reizwirkungen des Kontaktes sprachen. Dasselbst wurde nämlich erwähnt, dass die Haftscheibenbildung an den Rankenspitzen von *Ampelopsis hederacea* durch einen Berührungsreiz, bei *A. Veitchii* jedoch durch einen inneren Faktor ausgelöst werde. Das Gleiche ist bei zwei Bignoniaceen der Fall, bei denen die Haftpolsterentwicklung in dem einen Fall ebenfalls durch einen Kontaktreiz und in dem andern durch eine innere Auslösungsursache hervorgerufen wird. Mit andern Worten sagen also diese Thatsachen, dass bei nahe verwandten Organismen die reizbare Struktur oder die Kette von Ursachen und Wirkungen, welche vom Reizanstoß zum Endeffekt führen, so beschaffen und so angeordnet sein kann, dass verschiedene Reizursachen zu der gleichen Reizwirkung führen können. Wir lernen daraus zweierlei, einmal nämlich, dass wir eine Reizursache, deren Beteiligung an einem Entwicklungsprozess irgend einer Form von uns festgestellt worden ist, nicht ohne weiteres für die Einleitung der gleichen oder wenigstens äußerst ähnlicher Bildungsprozesse bei andern Formen verantwortlich machen dürfen, und sodann dieses, dass bei differenten Organismen nicht einmal die verwandtschaftlichen Beziehungen ein sicheres Kriterium für die Natur des Reizanstoßes zu einer und derselben Organbildung abgeben.

4) Endlich müssen wir noch darauf hinweisen, dass derselbe Organismus auf denselben Reiz unter verschiedenen äußeren Bedingungen verschieden reagieren kann, wie wir dies in dem Abschnitt über die Gallenbildungen kennengelernt haben. Nach den Angaben von Eckstein [20] soll nämlich *Rhinocola speciosa* an den Blättern einer Pappelart in Deutschland andere Gallen erzeugen als an derselben

Pappel in Aragonien. Vorausgesetzt, dass das gallenerzeugende Sekret des Blattflohes in beiden genannten Ländern wirklich das gleiche ist, so geht aus dem Beispiele hervor, dass die verschiedenen Existenzbedingungen in Aragonien an derselben Pappelart eine andere Reaktionsfähigkeit oder mit andern Worten eine andere reizbare Struktur hervorgerufen haben als in Deutschland. Die Pappeln der beiden Länder gehören also wohl morphologisch zu derselben Art, in Bezug auf ihr Reaktionsvermögen aber sind sie „spezifisch“ verschieden. Diesem Beispiel reiht sich ein anderes an, welches ich in meiner ersten Arbeit „Ueber den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums etc.“ [29] mitgeteilt habe. Ich fand nämlich, dass die Eier von *Echinus microtuberculatus* im März 1891 in Triest anders auf KCl reagierten als im darauffolgenden Winter in Neapel und im Mai 1892 in Triest. Die Ursache für die verschiedene Reaktionsfähigkeit dürfte auch hier in differenten klimatischen Bedingungen zu suchen sein, wie ich dies in meiner Arbeit [29. I. S. 463 ff.] wahrscheinlich zu machen gesucht habe.

Im Anschluss an diese Thatsachen müssen wir auf die Ansicht, welche sich Driesch [16 u. 17] von der formativen Wirkung des Lithiums gebildet hat, etwas näher eingehen. In seiner 10. entwicklungsmechanischen Studie sieht sich derselbe nämlich veranlasst, für die Entodermbildung bei den Echiniden eine innere Auslösungsursache verantwortlich zu machen, deren Natur uns hier gleichgültig sein kann. Nun wird bei den Lithiumlarven auch Entoderm gebildet, aber in anderer Weise als gewöhnlich. Daraus geht hervor, dass die Seeigel-larven in der Lithiumlösung auf denselben organauslösenden Faktor anders als in gewöhnlichem Seewasser reagiert haben; und da nun die Reaktion von einer spezifischen reizbaren „Struktur“¹⁾ abhängig zu denken ist, so muss eben diese Struktur durch das Lithium verändert worden sein²⁾. Es liegt hiernach auf der Hand, dass nach der

1) Driesch [17 S. 55] fasst hier mit Recht den Begriff „Struktur“ sehr weit, so sind namentlich „alle geordneten stofflichen Verschiedenheiten“ in ihm inbegriffen.

2) Zur Aufklärung sei an dieser Stelle betont, dass Driesch [17 S. 22] den Einfluss des Lithiums deshalb einen „morphologischen Reiz“ nennt, weil durch ihn die Reaktionsfähigkeit auf die normale Urdarmbildungsursache resp. jene unbekannte Struktur, von welcher diese normale Reaktionsweise abhängt, verändert und damit eine neue Larvenform geschaffen wird. Die beiden Begriffe: morphologischer und formativer (morphogener) Reiz sind also nicht identisch; letzterer ist viel weiter gefasst und schließt den ersteren mit ein. Der erstere bezieht sich auf das Abändern der Formen, nicht aber auf die ontogenetische Entwicklung derselben, den letzteren wende ich dagegen in beiden Fällen an. Man könnte hiernach Driesch's morphologischen Reiz passend als phylogenetischen formativen Reiz bezeichnen, um ihn so von den eigentlichen ontogenetischen Reizen zu trennen.

Ansicht von Driesch die Lithiumwirkung den oben erwähnten zwei Beispielen anzureihen ist, da in allen drei Fällen die Reaktionsfähigkeit resp. die spezifische reizbare Struktur eines und desselben Organismus durch äußere Einflüsse verändert worden ist.

Schließlich müssen wir noch an dieser Stelle erwähnen, dass auch ein und dieselbe indifferente Organanlage durch denselben organbildenden Faktor unter verschiedenen Bedingungen — seien es innere oder äußere — zu verschiedenartigen Organbildungen angeregt werden kann. Zwar gibt es zur Zeit keine sicheren Beispiele für diese Möglichkeit, man kann aber eine ganze Anzahl von Fällen namhaft machen, welche sich am ungezwungensten durch die Annahme einer infolge äußerer oder innerer Bedingungen veränderten Reaktionsfähigkeit auffassen ließen. So sei z. B. daran erinnert, dass aus den indifferenten Anlagen mancher horizontal in der Erde hinkriechender Rhizome z. B. bei *Circaea lutetiana* anstatt der schuppenartigen Niederblätter echte Laubblätter entstehen können, wenn die Stolonen der Wirkung des Lichtes ausgesetzt sind, was durch das Abschneiden der oberirdischen Sprosse und dadurch veranlassetes Aufwärtskrümmen der unterirdischen Stolonen hervorgerufen werden kann. Nehmen wir an, dass die Bildung der schuppenartigen Niederblätter und der echten Laubblätter durch einen und denselben organogenen Faktor veranlaßt wird, so wäre also in unserem Beispiel durch den Einfluss des Lichtes der indifferenten Anlagen eine solche Reaktionsfähigkeit resp. eine solche reizbare Struktur aufgeprägt worden, dass derselbe Faktor nunmehr echte Laubblätter aus den Anlagen hervorgehen läßt. In ähnlicher Weise könnte man auch die Entstehung von Laubblättern an künstlich mit der Spitze nach oben gewendeten Rhizomen von *Yucca* auffassen; nur wäre es hier nach Sachs [57] die veränderte Einwirkung der Schwerkraft, welche der indifferenten Organanlage ihre Reaktionsfähigkeit vorschreibt. Die Anzahl der Fälle, welche wir an dieser Stelle aufzählen könnten, ist mit diesen zwei Beispielen nicht erschöpft; es gibt im Gegenteil deren eine sehr große Anzahl. Da dieselben aber alle die große Unsicherheit an sich haben, ob die organbildenden Faktoren unter den verschiedenen Bedingungen wirklich dieselben sind, so wollen wir von einer weiteren Aufzählung Abstand nehmen. Das Gesagte dürfte genügen, um zukünftigen analytischen Forschungen einen Fingerzeig zu geben. Wir werden in einem späteren Kapitel noch einmal auf die Erscheinungen, mit denen wir uns in diesem Paragraphen zu beschäftigen hatten, zurückkommen, und es wird sich hierbei herausstellen, dass die Fälle, welche wir als Beispiele für die Möglichkeit der Veränderung der Reaktionsfähigkeit durch äußere Reize angeführt haben, eine sehr verschiedene kausale Wertigkeit besitzen, und dass so z. B. ein fundamentaler Unterschied

zwischen der Veränderung der Reaktionsfähigkeit der Organanlagen an Rhizomen und zwischen jener von Seeigeleiern, welche in eine Lithiumlösung gebracht werden, vorhanden ist.

b) Ueber Reizstärke und Reizdauer.

1) Die Reizstärke und das Weber'sche Gesetz.

Es ist bekannt, dass jeder Reizanstoss zum Zustandekommen einer merklichen Reizreaktion einen bestimmten Intensitätsgrad besitzen muss, den man das Minimum nennt. Von dieser unteren Grenze nimmt sodann die Reizreaktion mit steigender Stärke des Anstoßes bis zu einem Punkte zu, bei dem das Optimum der Reaktion erreicht ist. Obgleich bis jetzt fast noch keine Untersuchungen über die notwendige Stärke von morphogenen Reizen vorliegen, so dürfte es doch selbstverständlich sein, dass derartige Beziehungen zwischen Anstoß und Reaktion auch bei ihnen bestehen. Ein deutliches und bis jetzt das einzige Beispiel hierfür liefert der Einfluss geringer Lithiumdosen auf den Entwicklungsgang befruchteter Seeigeleier. Hier zeigt sich sehr deutlich, wie die formative Wirkung bei einer gewissen Dosis beginnt und bei einer anderen schließlich ihren Höhepunkt erreicht. Wird der Lithiumgehalt sodann über das Optimum hinaus noch weiter gesteigert, so werden die Eier mehr oder weniger geschädigt, sie bringen es höchstens zu trüben, undurchsichtigen Blastulis, welche bald absterben; eine formative Einwirkung des Lithiums ist an ihnen nicht mehr zu erkennen.

Im Anschluss hieran mag darauf hingewiesen werden, dass künftige Untersuchungen auch bei formativen Reizwirkungen das sogenannte Weber'sche Gesetz, welches wir früher bei Besprechung der Bedeutung der Richtungsreize für die kausale Auffassung ontogenetischer Vorgänge kennengelernt haben, nachweisen dürften. Um nur an einem Beispiel klar zu machen, was ich hiermit meine, sei erwähnt, dass zur Einleitung der Keimung der Lebermoossporen und zur Induzierung der Dorsiventralität eine um so höhere Lichtintensität nötig sein dürfte, in je hellerem Lichte die Sporen gebildet worden sind, und zwar würde es sich bei genauer Messung der Lichtintensitäten herausstellen, dass der Intensitätszuwachs zu der bereits vorhandenen Lichtstärke stets in demselben Verhältnis steht.

2) Die Reizdauer — inhärente und lokale Induktion (Pfeffer).

Ebenso wie eine bestimmte Reizstärke ist auch eine bestimmte Einwirkungsdauer zum Zustandekommen der vollen Reaktion notwendig; und es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, dass auch dieser zweite Faktor in Bezug auf seine Größe großen Schwankungen unterworfen ist. Eine genaue Feststellung dieser notwendigen Einwirkungsdauer ist bis jetzt fast noch für keinen einzigen forma-

tiven Reiz ermittelt worden. Zwar soll nach Darwin in günstigen Fällen an den Rankenspitzen von *Ampelopsis hederacea* bereits 42 Stunden nach erfolgter Berührung eine deutliche Anschwellung zu bemerken sein; es ist jedoch zu bedauern, dass derselbe versäumt hat, experimentell zu ermitteln, ob diese Anschwellung schließlich zu einer ausgebildeten Haftscheibe führt, wenn die Ranke nach 42stündiger Berührung oder auch schon früher von der Wand wieder abgetrennt wird. Aus den Angaben der übrigen Forscher lässt sich kein einziges bestimmtes Zeitmaß für die notwendige Dauer irgend eines Reizes entnehmen; es lässt sich aus ihnen nur im allgemeinen ersehen, ob zum Zustandekommen des Endeffektes eine lange oder gar kontinuierliche Reizdauer notwendig ist oder ob hierzu eine vorübergehende Einwirkung genügt. Nach Adler [1] und Beyerinck [6] soll letzteres z. B. bei der Hervorrufung der Gallen von *Nematus Capreae* an *Salix amygdalina* der Fall sein, da hier der von der Mutter mit dem Ei in die Wunde entleerte Tropfen „Giftsubstanz“ zur Einleitung und Vollendung des ganzen Bildungsprozesses ausreichend ist. Auch zur Ausbildung der Wurzelgalle von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* bedarf es nach Beyerinck's Angaben [5] keines lang andauernden Reizes. Ganz anders verhält es sich jedoch nach den sorgfältigen Untersuchungen desselben Autors mit den Gallen der Cynipiden. Hier genügt nicht ein einmaliger Anstoß, sondern es ist fast für die Dauer des ganzen Entwicklungsprozesses die Anwesenheit des Gallentieres resp. die Einwirkung seines formativen Drüsensekretes notwendig. Stirbt das Tier zu früh, so bleibt auch die Gallenbildung stehen; nur die letzten Stadien der letzteren scheinen auch ohne die Anwesenheit der Gallwespenlarve ausgebildet werden zu können, wie wir bereits früher erwähnt haben.

Ein sehr großer Unterschied in Bezug auf die notwendige Reizdauer tritt uns bei der Induktion der Dorsiventralität von Lebermoosen, Farnprothallien und einigen Coniferensprossen entgegen. An den Brutknospensprossen von *Marchantia polymorpha* ist nämlich nach den Angaben von Pfeffer [46] bereits 2 oder 3 Tage nach der Aussaat die Dorsiventralität durch das Licht unveränderlich bestimmt, obgleich an den kleinen Sprossen selbst zu dieser Zeit noch keinerlei morphologische Differenzen sichtbar sind. Hier genügt also ein verhältnismäßig sehr kurzer Impuls, um für die ganze Entwicklungsdauer des Lebermoosthallus ein für alle Male die Lage von morphologischer Ober- und Unterseite zu fixieren, mag der Thallus auch später von einer anderen Seite beleuchtet werden. Bei der Entwicklung des Thallus aus der Spore sind die Verhältnisse nach Leitgeb [34] dieselben, wie wir bereits oben sahen: Pfeffer spricht infolgedessen bei den Lebermoosen von einer inhärenten Induktion der Dorsiventralität durch das Licht.

Ganz anders verhalten sich nun aber in dieser Hinsicht die Prothallien der Farnkräuter, auf welche das Licht während der ganzen Vegetationszeit immer in derselben Richtung einfallen muss, falls die Lage von Ober- und Unterseite am Thallus immer dieselbe bleiben soll. Werden die neu hinzuwachsenden Partien in entgegengesetzter Richtung als die alten beleuchtet, so wird an ihnen die Dorsiventralität umgekehrt ausgebildet. Im Gegensatz zu den Lebermoosen offenbart sich also hier nur eine lokale Induktionswirkung des Lichtes. Bei *Thuja occidentalis* haben wir im Prinzip das gleiche Verhalten; auch hier muss das Licht immer in derselben Richtung einwirken, falls die Dorsiventralität in den zuwachsenden Partien nicht umgekehrt werden soll. Endlich ist auch die vorwiegend durch die Schwerkraft induzierte Bilateralität der Seitenäste von *Taxus* und *Abies* nicht inhärent; auch hier muss demnach die Reizeinwirkung in derselben Richtung solange dauern, als die Sprosse überhaupt noch im Wachstum begriffen sind.

e) Ueber die Abhängigkeit der Reizreaktion vom Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers.

Ebenso wie eine bestimmte Einwirkungsdauer des formativen Reizes zur Auslösung der normalen Reaktion notwendig ist, erweist sich auch das Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers von ausschlaggebender Bedeutung für das Gelingen des Reizerfolges. Sehr deutlich tritt dies z. B. bei den amphibischen Gewächsen beim Uebergange aus dem einen Medium in das andere hervor. Diejenigen Blattanlagen nämlich, deren Schicksal bereits vor dem Wechsel besiegelt worden ist, entwickeln sich auch in dem fremden Medium zu der ihnen durch den ersten Aufenthalt induzierten Gestalt, so dass also bei der Versenkung der Landform in Wasser auch unter diesen neuen Bedingungen zunächst noch Luftblätter entstehen können, deren innere Struktur freilich bereits das Charakteristische der Wasserform aufweisen kann, da die Blattstruktur noch Veränderungen erleiden kann, nachdem bereits die äußere Form definitiv bestimmt ist (vgl. Goebel 25. S. 300). Manche Anlagen können sich beim Wechsel des Mediums auch auf einem Stadium befinden, auf dem die Bestimmung des Schicksals eben begonnen hat, aber noch nicht definitiv fixiert ist: in derartigen Fällen können dann alle möglichen Uebergangsformen zwischen den beiden Extremen, wie z. B. zwischen Luft- und Wasserblättern oder zwischen letzteren und Schwimmblättern entstehen.

Zum Zustandekommen der regelrechten Reaktion ist also ein möglichst indifferentes Entwicklungsstadium des reagierenden Körpers notwendig.

Auch die Erfahrungen, welche man bei dem Studium der Gallenentwicklung gewonnen hat, stimmen ganz mit diesem Satze überein,

wie nämlich aus den Arbeiten von Adler [1] und Beyerinck [4] hervorgeht, können vollkommen ausgebildete Gewebe nicht mehr zur Produktion von Gallenbildungen veranlasst werden. Der merkwürdige Instinkt der Gallwespen, ihre Eier in Knospen, in ganz junge noch weichrippige Blätter oder bei älteren Organen wie z. B. bei Wurzeln in die Cambiumschicht zu legen, deutet entschieden auf den Verlust der morphogenen Reizbarkeit mit zunehmendem Alter hin. Gerade die von Adler berichtete Thatsache, dass *Andricus noduli*, die Gallwespe der geschlechtlichen Generation von *Aphilothrix radidis*, mit ihrem Stachel die Cambiumschicht der Eichenwurzeln aufsucht, ist hier von ganz besonderer Bedeutung, da ja bekanntlich von diesem Gewebe das sekundäre Dickenwachstum ausgeht.

Bei seinen Untersuchungen über die Erzeugung von gefüllten Blüten erfährt ferner auch Peyritsch [43], dass das Gelingen des Experimentes sehr davon abhängt, in welchem Zeitpunkte die Infektion der Cruciferen- oder Valerianaceenknospen mit Phytopten vorgenommen wird. Es ist nämlich von ausschlaggebender Bedeutung, „dass das empfindliche Organ zur Zeit seiner Anlegung oder in den ersten Stadien vom Tier, wenn auch nur vorübergehend, heimgesucht und gereizt wird.“

Diesen Beispielen schließen sich weiter die Resultate an, zu welchen ich durch meine Untersuchungen über den morphologischen Einfluss des Lithiums auf die Entwicklung der Seeigeleier geführt worden bin. Es stellte sich nämlich heraus, dass dieser Einfluss abnimmt, „je weiter die Entwicklung bereits in normaler Weise vorgeschritten ist, und dass man in Folge dessen nur dann mit Sicherheit typische Lithiumlarven erhält, wenn man das Agens auf das ungefurchte oder erst in wenige Zellen geteilte Ei einwirken lässt.“ „Ausgeschlüpfte Blastulae werden in Meerwasser mit Lithium nicht mehr zu typischen Lithiumlarven“ (vgl. 29. II. Teil S. 179 u. 180).

Ich habe in meiner eben zitierten Arbeit (S. 180) im Anschluss an die vorstehenden Resultate einiger Angaben von Weismann gedacht, welche auch an dieser Stelle einer nochmaligen Erwähnung bedürfen. Wie derselbe nämlich in seinem „Keimplasma“ (S. 527 u. 531) mitteilt, konnte er zu wiederholten Malen konstatieren, „dass bei saisondimorphen Arten, z. B. bei *Vanessa prorsa-levana* der umstimmende Einfluss der Wärme oder Kälte nur dann eintritt, wenn er im Beginn der Puppenperiode einwirkt. Winterpuppen von *Vanessa levana* lassen sich niemals mehr in die Prorsaform umwandeln, wenn sie erst einen Monat nach der Verpuppung hoher Temperatur ausgesetzt werden;“ und ebenso gelingt die Beeinflussung der Flügelfärbung bei *Polyommatus phlaeas* nicht mehr, „wenn man die verändernde Temperatur erst in dem Zeitpunkt einwirken lässt, in welchem die Flügelschuppen sich färben.“

d) Ueber die Mechanik der morphogenen (formativen) Reizreaktionen.

Wie die Ueberschrift zeigt, wollen wir uns in diesem Kapitel mit dem Zustandekommen der Reizreaktionen oder mit der Kette von Ursachen und Wirkungen beschäftigen, welche vom Reizanstoß zum Endeffekt führt und im Anschluss an Pfeffer [50] deshalb Reizungskette oder Reaktionskette genannt werden kann; wir müssen jedoch gleich zu Anfang gestehen, dass unsere Kenntnisse hierüber zur Zeit noch gleich Null sind. Die Aufklärung der Mechanismen der formativen Reizreaktionen bildet also eine Hauptaufgabe künftiger kausaler Forschungen.

Wenn wir davon absehen, dass ich in meiner zweiten Mitteilung über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf befruchtete Seeigelleier den Versuch gemacht habe, etwas tiefer in den Prozess der Lithiumwirkung einzudringen, so ist es eigentlich nur Kohl [33] gewesen, welcher den von ihm untersuchten Einfluss vermehrter und verminderter Transpiration auf den Bau der Pflanzen — wenn auch nur ein wenig — weiter zurückverfolgt hat. Seine Schlussfolgerung lautet also: Es ist Thatsache, dass stark transpirierende Pflanzen relativ mehr organische Substanzen als schwach transpirierende produzieren, was damit zusammenhängen mag, dass in erstere mehr zur Assimilation notwendige Bodensubstanzen zugeleitet werden. Nun ist aber mit Sicherheit der Turgor in den Zellen stark transpirierender Pflanzen kleiner als in denen schwach transpirierender; deshalb werden bei ersteren die reichlich vorhandenen Baustoffe hauptsächlich zur Verdickung der Wandungen, bei letzteren dagegen die minder reichlich gebildeten organischen Substanzen wegen des höheren Turgors vorzugsweise zum Flächenwachstum und zur Anlage neuer Zellmembranen benutzt. „Daher die häufigen Verdickungserscheinungen bei Pflanzen trockener Standorte, die seltenen bei Pflanzen aus feuchter Atmosphäre“ (l. c. S. 130).

Mag dieses Raisonnement auch vollkommen richtig sein, so liegt doch auf der Hand, dass damit eben nur die stärkere und schwächere Ausbildung der Zellwände erklärt wird, dass es dagegen zur Aufhellung jener Vorkommnisse nicht genügt, wo durch den Einfluss gesteigerter Transpiration die Bildung neuer Gewebe hervorgerufen wird, deren Bildung ohne diese Steigerung unterblieben wäre. Es wurde bereits oben ganz besonders darauf hingewiesen, dass die einfache Membranverdickung zur Erzeugung einer Sklerenchym- oder Bastfaser aus einer Parenchym- oder Cambiumzelle nicht genügt, sondern dass die Verdickung hierbei in einer ganz bestimmten gesetzmäßigen Weise vor sich gehen müsse, d. h. also dass dazu besondere Bildungsprozesse notwendig seien. Somit leistet die Kohl'sche Erklärung gerade für jene Wirkungen gesteigerter Transpiration nichts, welche allein als formative Reizwirkungen aufzufassen sind. Und bei

den Wasserpflanzen und amphibischen Gewächsen, wo durch die äußeren Agentien nicht nur die innere Struktur, sondern auch die äußere Form durchgreifend verändert wird, werden wir von vorstehender Erklärungsweise erst recht im Stich gelassen. So bleibt denn auch die Erforschung der Kette von Ursachen und Wirkungen, welche bei dem Einfluss gesteigerter Transpiration und eines Land- oder Wasseraufenthaltes zwischen äußerem Anstoß und Endeffekt liegen, zukünftigen Untersuchungen vorbehalten.

Eine Bedeutung für die künftigen Aufklärungsversuche der Mechanik der formativen Reizreaktionen dürften vielleicht die Vorstellungen gewinnen, welche sich Sachs [57] über die Ursachen pflanzlicher Organbildungen gebildet hat, obgleich betont sein muss, dass dieselben unsere Kenntnisse in tatsächlicher Beziehung zur Zeit ebenfalls um keinen Schritt weiter bringen, sondern uns nur zeigen, wie man sich den Einfluss von äußeren Faktoren speziell den von Licht und Schwerkraft eventuell plausibel machen könnte. Sachs nimmt bekanntlich für jedes Organ bestimmte „organbildende Substanzen“ an, deren Strömungsbahnen im Inneren der Pflanzen durch äußere und innere Faktoren bestimmt werden. „Solange eine grünblättrige Pflanze mit aufrechtem Stamm in Ernährung und Wachstum begriffen ist, fließen die spezifischen Bildungsstoffe der Wurzel von den assimilierenden Blättern aus dem unteren Ende des Stammes befindlichen Wurzelsystem zu, während die sprossbildenden Stoffe nach den Vegetationspunkten des Stammes und der Zweige hin aufwärts steigen“ [58. Bd. II. S. 1181]. Nach den Sachs'schen Vorstellungen ist es von äußeren Faktoren die Schwerkraft (und eventuell auch das Licht), welche die verschiedene Richtung der Strömungsbahnen von wurzel- und sprossbildenden Stoffen vorschreibt; doch kann letztere auch häufig durch innere Dispositionen bestimmt werden, wie dies z. B. bei den polar differenzierten Pflanzen, bei den Weidenzweigen, der Fall ist. Der Einfluss der Schwerkraft auf den Transport der wurzel- und sprossbildenden Stoffe macht sich aber auch hier in gewisser Weise geltend, indem nämlich an umgekehrt aufgehängten Weidenzweigen Sprosse weiter nach dem apicalen, nach unten gewendeten Ende entstehen. Das Streben aber polar differenzierter Sprosse, die wurzelbildenden Stoffe auch dann nach dem basalen Ende zu befördern, wenn letzteres nach oben gekehrt ist, könnte als eine inhärent gewordene Wirkung der Schwerkraft aufgefasst werden.

Nach diesen Erörterungen könnte man die im 2. Kapitel aufgeführten Fälle, in welchen sich der Einfluss der Schwerkraft zu erkennen gibt, derart auffassen, dass letztere einen größeren oder geringeren Einfluss auf die Verteilung der organbildenden Stoffe ausübt. Auch die Wirkung des Lichtes ließe sich in gleicher Weise beurteilen, ja selbst die Entstehung der Haftscheiben von *Ampelopsis hederacea*

durch Kontakt könnte man so deuten, dass durch die Berührung die Beförderung von haftscheibenbildenden Stoffen in die Rankenspitzen verursacht wird. Gerade in diesem Falle, der sich übrigens weit besser so auffassen ließe, dass durch den Kontakt die Bildung von haftscheibenbildenden Stoffen in den Ranken hervorgerufen wird, zeigt es sich aber deutlich, dass derartige Annahmen uns zur Zeit um keinen Schritt weiter bringen, sondern im Grunde zunächst weiter nichts als eine Umschreibung der Thatsachen sind, eine Umschreibung, die freilich durch spätere Untersuchungen verifiziert werden könnte. Die Frage würde dann lauten, welche Kette von Ursachen und Wirkungen zwischen der Verteilung und eventuellen Erzeugung der organbildenden Stoffe durch äußere Faktoren und dem Endeffekt liegt ¹⁾).

Die Sachs'schen Ansichten über Organbildung sind von Loeb [36] auf zoologisches Gebiet übertragen worden und auch Driesch ist in seiner analytischen Theorie zu einer ähnlichen Hypothese geführt worden.

e) Ueber die verschiedene Wertigkeit der formativen (morphogenen) Reize.

Wir haben im Verlauf unsrer Darstellung bis jetzt den Begriff des formativen Reizes sehr weit gefasst, indem wir alle jene inneren und äußeren Faktoren dazu rechneten, welche qualitativ neue Bildungsprozesse zur Folge hatten. Ein reifliches Ueberdenken sämtlicher Fälle, welche wir in die Kategorie der morphogenen oder formativen Reize aufgenommen haben, belehrt uns nun aber, dass wir hierbei Erscheinungen zusammengebracht haben, welche ihrem Wesen nach sehr verschieden sind. Es soll deshalb in diesem Kapitel unsere Aufgabe sein, eine Sichtung der differenten morphogenen Reize vorzunehmen.

Aus praktischen Gründen wollen wir nun zunächst eine Einteilung in 2 größere Gruppen vornehmen; erstens nämlich in solche, welche normale Entwicklungsprozesse einleiten und deshalb als ontogenetische morphogene oder kurz als ontomorphogene Reize bezeichnet werden mögen, und zweitens in solche, welche abnorme Gestaltungen hervorufen und pathologische morphogene oder pathomorphogene Reize heißen sollen. Im Großen und Ganzen sind die beiden Kategorien wohl charakterisiert, wenn es auch einige Erscheinungen gibt, bei denen man im Zweifel sein kann, ob sie zu den onto- oder pathomorphogenen Reizen gerechnet werden sollen. Dies wäre z. B. bei der Erzeugung von Bastfasern in den Blattstielen von *Helleborus niger* in Folge von Zugkräften der Fall. Eine lange Auseinandersetzung,

1) Wir werden in einem späteren Kapitel noch einmal auf die Sachs'sche Theorie zu sprechen kommen und werden dabei sehen, dass dieselbe in ihren allgemeinen Zügen ziemlich gesichert ist, obschon die speziellen Sachs'schen Erklärungsversuche der verschiedenen Arten von Beeinflussung der Gestaltung durch äußere und innere Faktoren wenig Befriedigendes an sich hat.

ob wir hier einen ontogenetischen oder pathologischen formativen Reiz vor uns haben, halte ich jedoch für vollkommen zwecklos, zumal die betreffende Einteilung nur aus praktischen Gründen — wie bereits gesagt — gewählt wurde und auf das eigentliche Wesen der verschiedenen gestaltenden Reize gar keinen Bezug hat, werden wir doch bei unserer Analyse in beiden Gruppen auf Fälle stoßen, welche ihrer kausalen Bedeutung nach identisch sind.

(Fortsetzung folgt.)

Einige Bemerkungen zu O. Hertwig's Entwicklungstheorie.

Von Dr. **Franz v. Wagner**,

Privatdozent an der Universität Straßburg i. E.

(Schluss.)

2.

Eine weitere Aufstellung O. Hertwig's, durch welche der ursächliche Wert der äußeren Bedingungen und damit die epigenetische Natur des Entwicklungsprozesses erwiesen werden soll, betrifft die Ernährungsvorgänge. Ich führe auch hier die eigenen Worte O. Hertwig's an ¹⁾.

„Jeder organische Entwicklungsprozess beruht in erster Linie auf Stoffaufnahme und Stoffmetamorphose; unorganisierter Stoff wird fortwährend organisch gemacht und dient zum Wachstum und zur Entwicklung der Anlage. Daher ist, was auf einem vorausgehenden Stadium als unorganisierter Stoff oder als eine der äußeren Entwicklungsbedingungen der Anlage geboten wird, in dieselbe auf einem nächstfolgenden Stadium als Bestandteil mit eingegangen. Dottermaterial des Eies zum Beispiel, welches in Bezug auf die Anlagesubstanz ebenso wie der atmosphärische Sauerstoff als etwas von außen Gegebenes und als äußere Entwicklungsbedingung erscheint, geht so fortwährend in die Anlage selbst mit ein und verändert sie, auch für den Fall, dass die Veränderung nur eine rein quantitative ist. Mithin lehrt schon eine einfache Ueberlegung, dass während des organischen Entwicklungsprozesses stetig Aeußeres in Inneres verwandelt wird, oder dass die Anlage kontinuierlich auf Kosten der Bedingungen wächst und sich verändert.“

Ich kann nicht zugeben, dass diese Schlussfolge zutreffender wäre, als die vorher besprochene. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die der Ernährung zu Grunde liegende Assimilation nichts Anderes bewirkt, als die von Außen aufgenommenen Nährstoffe in ein Material umzusetzen, welches der eigenen Substanz des sich entwickelnden Organismus entspricht. Dass diese Substanz — das Protoplasma — deshalb, weil wir sie fast überall mit demselben Namen belegen, auch stets dieselbe sei, dürfte kaum annehmbar sein. Und wenn eine jugendliche

1) Cf. Präf. o. Epig., pag. 82.

Embryonalzelle mehr Nahrung aufnimmt als eine fertig differenzierte im ausgebildeten Tierkörper, so beweist dies doch erst recht, dass für das Maß — abgesehen von der Qualität — der Nahrungsaufnahme nicht die äußeren Verhältnisse sondern innere Ursachen im Organismus entscheidend sind. Und weiter — im fertigen Tier: Da haben wir ja dieselbe Nahrungsaufnahme, dieselbe stete Umwandlung von Aeußerem in Inneres, wie beim Embryo. Bei diesem sollen sie eine formbildende Ursache sein, beim fertigen Tier dagegen eben nur zur Erhaltung desselben in seiner einmal erlangten Ausbildung dienen, derselbe Einfluss also zwei grundverschiedene Prozesse bewirken, einmal die Differenzierung selbst, welcher der Keim unterworfen wird, das andere Mal die einfache Selbsterhaltung des fertig entwickelten Tieres. Da, meine ich, entspricht es den Thatsachen doch mehr, anzunehmen, dass die Nahrungsaufnahme im Embryonalleben eines Tieres dasselbe leistet, wozu sie dem Tier im ausgebildeten Zustande dient, eben die Selbsterhaltung.

3.

Endlich hat O. Hertwig, zunächst freilich, um der Determinantenlehre Weismann's entgegenzutreten, weiterhin aber auch zu dem Zwecke, um darzuthun, dass die Entwicklung des Menschen zum Staat, ebenso wie die Embryonalentwicklung des Menschen eine Epigenese sei, ein Gleichnis gebraucht. Ich führe auch in diesem Fall zur Orientierung des Lesers den Gedankengang O. Hertwig's in dessen eigenen Worten an¹⁾, bemerke aber ausdrücklich, dass meine daran geknüpften Darlegungen sich selbstredend nur auf die letztere Seite des Vergleiches beziehen und die Kontroverse über wirkliche oder vermeintliche Irrtümer in Weismann's evolutionistischer Entwicklungstheorie außer Betracht lassen.

„Der menschliche Staat läßt sich als ein höherer, zusammengesetzter Organismus auffassen, der sich aus der Vereinigung zahlreicher Menschen unter Sonderung derselben in viele Berufsklassen zu einer immer komplizierter werdenden Form entwickelt hat. Wenn wir nun, lediglich zur besseren Durchführung unseres Vergleiches, die Annahme machen, dass alle zum Staate verbundenen Individuen sich ihrer Abstammung nach von einem Anfangspaar herleiten lassen, so würde sich dasselbe als die Anlage des Staates bezeichnen lassen und für seine Entstehung dieselbe Bedeutung besitzen, wie die befruchtete Eizelle für den ausgebildeten Tierkörper. Die Eigenschaften des Staates, seine verschiedenen Organisationen zum Schutz, zur Bewirtschaftung des Bodens, für Verkehr, für Verwaltung und Unterricht müssen sich aus den Eigenschaften des ersten Menschenpaares als der staatlichen Anlage und aus den äußeren Bedingungen, unter denen es und die

1) Cf. Präf. c. Epig., pag. 86—88 und pag. 133—135.

von ihm abstammenden Generationen sich entwickelt haben, kausal erklären lassen.

In diesem Falle würde es gewiss nun Niemandem einfallen; zur Erklärung des Kausalitätsverhältnisses die im Staatsorganismus sichtbare Mannigfaltigkeit der für bestimmte Zwecke verbundenen und verschieden differenzierten Individuen sich in dem ersten Menschenpaar als ihrer Anlage schon präformiert zu denken in Gruppen kleinster Stoffteilchen, welche gewissermaßen die stofflichen Anlagen der bei der staatlichen Entwicklung zur Ausbildung gelangenden Dorf- und Stadtgemeinden, der Ackerbau und Industrie treibenden Verbände, der Aerztekammern, Parlamente, Ministerien, Heereskörperetc. sind. Ein Jeder fühlt hier ohne viele Ueberlegung, wie dieser Versuch zur Erklärung des Kausalitätsverhältnisses sich auf einem falschen Geleise bewegt, wie es verkehrt ist, die komplizierten Eigenschaften des staatlichen Organismus aus einem System architektonisch angeordneter Stoffteilchen, das man ins erste Menschenpaar hineinkonstruiert, erklären zu wollen. Die durch das Zusammenwirken vieler Menschen entstehenden Organisationen sind etwas Neues und können nicht als schon im Einzelmenschen vorhandene Organisationen vorgestellt werden. Trotzdem sind sie in der menschlichen Natur begründet, aber nicht in der zum Vergleich angenommenen grob mechanischen Weise.

Was für das Kausalitätsverhältnis zwischen Staatsorganismus und Mensch, dasselbe gilt aber auch *ceteris paribus* für das zu erklärende Kausalitätsverhältnis, welches zwischen Eianlage und dem aus ihr entwickelten Geschöpf besteht.“ — — —

Wie der Mensch aus der Eizelle auf dem Wege der Vermehrung und Differenzierung der Zellen entsteht, so hat der menschliche Staat, als ein noch höher zusammengesetzter Organismus wieder den einzelnen Menschen zum Ausgangspunkt und zur Grundlage.

Was man als Kultur und Zivilisation bezeichnet, ist ein wunderbar kompliziertes Produkt, entstanden durch das Zusammenwirken vieler gesellschaftlich verbundener Menschen. Lediglich durch ihre Vervielfältigung und Vereinigung haben die Menschen im Staat eine höhere Mannigfaltigkeit erzeugt, die der auf sich angewiesene Mensch nie aus seinen Eigenschaften hätte entwickeln können, welche aber entstanden ist, sowie dieselben Eigenschaften vieler Menschen kombiniert zur Wirkung gebracht worden sind.

In derselben Weise ist die auf Wachstum und Zellbildung beruhende Potenzierung der Eizelle zugleich auch die unerschöpfliche Ursache für Hervorbringung neuer Mannigfaltigkeit, indem die sich vermehrenden, zu einem höheren Ganzen verbundenen Einzelsysteme in immer neue und verschiedenartige Beziehungen zu einander treten

und so den Ausgang für neue Kraftkombinationen, für neue Eigenschaften abgeben.

In beiden Fällen beruht der Entwicklungsprozess hier der Eizelle zum Menschen, dort des Menschen zum Staat auf Epigenese und nicht auf Evolution.

Der Vergleich lässt sich noch nach verschiedenen Richtungen mehr ins Einzelne verfolgen.

Die mannigfaltigere und höhere Organisation in der menschlichen Gesellschaft wird dadurch erreicht, dass von den zahlreichen Einzelindividuen mit ihren verschiedenen menschlichen Anlagen das eine mehr diese, ein anderes mehr jene Anlagen ausbildet und dementsprechend auch verschiedene Leistungen verrichtet. Die besondere Differenzierung, welcher das Einzelindividuum unterliegt, wird vorzugsweise durch die besondere Stellung, welche es in dem größeren Ganzen einnimmt, nicht aber durch eine besondere, ihm von Hause aus zukommende, wesentlich verschiedene Organisation hervorgerufen. Neben den zur Ausbildung vorzugsweise gelangten Anlagen bleiben noch die anderen dem Menschen eigentümlichen Anlagen in mehr oder minder schlummerndem Zustande bestehen, die unter anderen Bedingungen, unter anderen Lebensverhältnissen zur Entfaltung gelangen können.

In ähnlicher Weise erfolgt die Differenzierung im vielzelligen Organismus. Von den zahlreichen Anlagen, welche von Haus aus jede Zelle durch erbgleiche Teilung vom Ei erhalten hat, lässt sie bald diese, bald jene zur Entfaltung kommen, je nach dem Ort, an welchem sie während des Entwicklungsprozesses im Bereich des Gesamtorganismus gebracht wird, und je nach den besonderen Beziehungen, in welchen sie sich hierdurch zum Ganzen befindet. So nimmt sie hier den Charakter der Oberhaut-, dort der Darmdrüsenzelle, hier der Muskel-, dort der Sinnes- und Nervenzellen an; hier vermittelt sie als Blutzelle die Ernährung und Atmung, dort dient sie als Knorpel und Knochen zur Stütze.

So wird der Zelle während des Entwicklungsprozesses von Aussen heraus, durch ihr besonderes Lageverhältnis zum Ganzen, nicht aber von Innen heraus im Sinne der Derterminantenlehre allmählich ein besonderer Charakter aufgeprägt. Sie entwickelt die Eigenschaften, die ihr Verhältnis zur Außenwelt und ihre Stellung im Gesamtorganismus erfordert."

Zunächst eine allgemeine Bemerkung. Mit derartigen Vergleichen, wie dem eben zitierten zwischen der Entstehung des Zellenstaates eines Metazoönorganismus und der Entwicklung der Menschheit zu Staatsverbänden, lässt sich mancherlei scheinbar beweisen, indem man „*ceteris paribus*“ hinzusetzt. Es fragt sich jedoch, ob dies nach Lage der Dinge überhaupt zulässig ist. Im Grund bleibt doch immer die Thatsache bestehen, dass die Keimzelle eben kein Mensch ist.

Aber sehen wir davon ab und lassen wir das Gleichnis O. Hertwig's gelten. Was beweist es für die Frage, ob Epigenese oder Evolution? Doch nur, so fern man auf dem Boden der Abstammungslehre steht, dass die heutige Gestaltung des Menschengeschlechts das Ergebnis einer Entwicklung darstellt, für welche die stammesgeschichtlich ererbte Organisation mit ihren Eigenschaften und Fähigkeiten die Ursache, die äußeren Verhältnisse die Bedingungen waren, also genau dasselbe, was für die Embryonalentwicklung Geltung hat. Oder sollte man allen Ernstes glauben, dass der Mensch Häuser baut, weil sich in seiner Umgebung das Material dazu findet? Dass deshalb im Keime des heutigen Menschen gewissermaßen die Staatsidee verkörpert sein müsse, ist ebensowenig notwendig, wie dass die Keimzelle sprechen können müsse, damit das Produkt ihrer Entwicklung der Sprache fähig sei. Die äußeren Bedingungen haben zudem für die Entwicklung der Menschheit sicherlich eine geringere Bedeutung, als für das embryonale Geschehen, weil der Mensch kraft seiner Vernunft im Stande ist, diese Bedingungen zu überschauen und bis zu einem gewissen Grade selbst zu gestalten.

Und weiter im Einzelnen: Erhält nicht oft im Menschenleben ein Individuum eine Stellung im Ganzen, die seinen Fähigkeiten nicht entspricht, und was bedeutet dies Anderes, als dass die Eignung der Menschen, also ihre inneren Anlagen verschieden und nicht zu jeder Tätigkeit fähig sind. Die mittlere Menschenqualität, die so ungefähr von allen Fähigkeiten Etwas enthält und nur die zur Entfaltung bringt, welche seiner Stellung zum Ganzen entspricht, ist keine allgemeine Erscheinung. Und wie reimt sich mit der Vorstellung O. Hertwig's von der Menschennatur die Thatsache, dass sich das Genie — doch ein innerer Faktor — trotz und entgegen widrigen äußeren Bedingungen dennoch oft zur Geltung zu bringen weiss?

Und auf der anderen Seite die Zelle: Sie soll im Entwicklungsprozess „von Aussen heraus, durch ihr besonderes Lageverhältnis zum Ganzen“ zu dem werden, was sie im fertigen Tier darstellt. Da muss man doch fragen, wieso kommt es denn, dass in jeder einzelnen Ontogenie just immer dieselben Zellenfolgen in die bewusste Lage geraten? Da scheint mir wieder die Vorstellung den Thatsachen des embryonalen Geschehens adäquater zu sein, der zu Folge die Bildung, Ordnung und schließliche Determinierung der Zellen aus inneren Ursachen erfolgt, die im Ausgangspunkt, dem Keim liegen, und dass eben deshalb, da ja die Keime derselben Art gleich sind, auch immer dieselbe Weise der Bildung, Ordnung und schliesslichen Determinierung der Zellen zu Tage treten muss.

In Summa: Das Gleichnis O. Hertwig's spricht wieder, wie man sieht, gerade in dem Punkt, auf den es hier ankommt, nicht für, sondern gegen die Entwicklungstheorie dieses Forschers. Die Be-

dingungen der Entwicklung sind mit den Ursachen derselben verwechselt, die Ersteren auf Kosten der Letzteren zu einer ihnen für die kausale Beurteilung des Vorganges nicht zukommenden Bedeutung erhöht. An diesem Thatbestande ändert es nichts, wenn O. Hertwig am Schlusse der Analyse gerade des besprochenen Gleichnisses sagt, es hänge „von der spezifischen Organisation der Zelle ab welche Tierart aus ihr entstehen wird.“ Für die Anlagesubstanz Evolutionist und für die Entwicklung dieser Substanz Epigenetiker sein wollen, ist keine Vermittlung, sondern einfach ein Widerspruch.

4.

Die im Vorstehenden gegebenen Ausführungen werden genügen, um zu erkennen, dass die Bemühungen O. Hertwig's, den äußeren Bedingungen der Embryonalentwicklung denselben kausalen Wert, wie den inneren Ursachen zu geben, zu keinem Erfolge führen. Dieses Ergebnis wird verständlich, wenn wir bei näherem Zusehen erkennen, dass der Entwicklungstheorie dieses Forschers nicht nur eine irrige Wertung von Ursache und Bedingung, sondern auch eine beständige Verwechslung der formalen und kausalen Seite des Entwicklungsprozesses zu Grunde liegt. Und damit komme ich zu den prinzipiellen Punkten der Kontroverse, prinzipiell deshalb, weil sie für die Beurteilung der Ontogenie, ob Epigenese, ob Evolution, entscheidend sind. Um darüber ins Klare zu kommen, ist es nicht nötig, uns in ein mystisches Dunkel zu verlieren und an den Anfang aller Dinge zurückzugehen.

Verständigen wir uns vorerst über diejenigen Verhältnisse, welche als äußere Bedingungen der Embryonalentwicklung zu betrachten sind, so handelt es sich in der Hauptsache lediglich um die äußeren Einflüsse der Ernährung im weitesten Sinne des Wortes¹⁾. Dass diese nicht den Entwicklungsprozess bewirken können, davon kann man sich überzeugen, wenn man die Thatfachen der Ontogenie selbst in Betracht zieht. Nehmen wir wieder unser früheres Beispiel der Hühnchenentwicklung. Die äußeren Bedingungen derselben sind leicht zu übersehen, auch in ihrer Art als äußere Bedingungen durch

1) O. Hertwig meint freilich unter Hinweis auf die Assimilationsthätigkeit des sich entwickelnden Eies, „dass sich im Allgemeinen eine scharfe Trennung zwischen inneren und äußeren Ursachen des Entwicklungsprozesses nicht durchführen lässt.“ Demgegenüber ist zu bemerken, dass, soweit es für die Unterscheidung von Ursache und Bedingung nötig ist, eine solche Trennung möglich ist, denn der Keim ist im Wesentlichen überall ein gegenüber der umgebenden Außenwelt abgeschlossener Organismus, für welchen daher, wie bei allen Organismen, nur die Einflüsse dieser Außenwelt als äußere Faktoren zu betrachten sind. Wenn man, wie O. Hertwig Alles, was außerhalb der Anlagesubstanz liegt, als Außenwelt erklärt, so ist dies willkürlich und entspricht auch den tatsächlichen Verhältnissen nicht, solange uns in der Zelle die letzte erkennbare organische Einheit vorliegt.

die solide Abgeschlossenheit des Eies gegenüber der Außenwelt klar erkennbar. Sie beschränken sich auf die feste Unterlage, auf welcher das Ei ruht, die Zufuhr von Wärme und die Qualität des umgebenden Mediums, der Luft. Es wird Niemand ernstlich behaupten wollen, dass diese Agentien die Ursache darstellen, dass aus einem Hühnerei immer ein Huhn hervorgeht; sie sind nur, um mit Weismann zu sprechen, die auslösenden Reize einer durchaus anderweitig ursächlich veranlassten Entwicklung, mithin lediglich Bedingungen dieser Entwicklung. Dies wird vollends evident, wenn wir uns des Embryonalstadiums der Hühnchenentwicklung erinnern, welches durch den Besitz von Kiemenspalten ausgezeichnet ist, eine Bildung, welche ja nur vom Keime her verursacht sein kann: Die *causae efficientes* des embryonalen Geschehens sind überall im Keime gelegen.

Nun nimmt ja freilich auch O. Hertwig „als Grundlage des Entwicklungsprozesses schon eine spezifisch und hoch organisierte Anlagesubstanz“ in dem Keimzellen an, der Wert dieser Annahme für die theoretische Auffassung der Entwicklung verflüchtigt sich aber bei diesem Forscher alsbald, so wie die Entwicklung dieser Substanz anhebt, denn „die mit der ersten Zellteilung beginnenden chemischen Prozesse“ werden bereits als ein Neues, nicht schon in der Keimzelle ursächlich festgelegtes angesehen¹⁾. Eine solche Auffassung widerspricht der elementaren Ursachenkontinuität und erledigt sich dadurch von selbst.

Trotzdem sieht natürlich auch O. Hertwig die Spezifität der Anlagesubstanz bei den zahllosen Tierarten in der verschiedenen molekularen Struktur (Mizellarstruktur) dieser Substanz verursacht, und bemerkt weiter, dass der Anlagesubstanz nur solche Eigenschaften zukommen, „die mit dem Begriff und dem Charakter der Zellen vereinbar sind.“

Bleiben wir zunächst bei der letzteren Aufstellung. Ist der Keim denn thatsächlich nichts weiter als eine Zelle, so viel und nicht mehr als irgend eine Gewebezelle? Sie hat doch allen diesen gegenüber die besondere Fähigkeit, einen vielzelligen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen. Wir nennen die Keime Zellen doch nicht ihrer Qualitäten wegen, sondern gemäß ihrer formalen Gestaltung. Deshalb, weil diese — soweit wir sehen können — bei den Keim- und Gewebezellen dieselbe ist, braucht doch ihre Organisation noch keineswegs übereinzustimmen. Zelle ist ein morphologischer Begriff, sie ist die letzte sichtbare Formeinheit, der allerdings auch eine einheitliche Qualität entspricht, die aber in den verschiedenen Zellen in dem Maße verschieden ist, in welchem ihre Leistungen differieren. Deshalb erscheinen die Gewebezellen,

1) Cf. Praef. o. Epig., pag. 132 u. 133. O. Hertwig bemerkt ausdrücklich, dass er die bezeichneten chemischen Prozesse zu den Bedingungen der Entwicklung rechnet!

man mag die Sache wenden, wie man will, stets in einem wesentlichen Gegensatze zu den Keimzellen, so wesentlich als der Grad der Verschiedenheit ist, welcher zwischen der Leistung irgend einer der zahllosen Teilfunktionen eines Organismus und der Fähigkeit besteht, einen ganzen Organismus zu erzeugen. Die Eigenschaften der Anlagesubstanz werden daher in demselben Maße anders sein, als ihre Träger, die Keimzellen andere Leistungen vollbringen. Damit komme ich zu der anderen, oben angeführten Aufstellung O. Hertwig's, der molekularen Struktur der Anlagesubstanz. Aus den bisherigen Ausführungen wird bereits hervorgehen, dass in der Molekularstruktur der Anlagesubstanz diejenigen Faktoren liegen, welche das embryonale Geschehen beherrschen. Die molekulare Struktur der Anlagesubstanz ist aber auch die alleinige Ursache der Entwicklung, weil ihre Qualität durch die voraus gegangene stammesgeschichtliche Entwicklung ihrer Träger bestimmt wurde. Der Molekularstruktur entspricht ein Kräftesystem, dessen Betätigung an bestimmte äußere Umstände — eben die Bedingungen — gebunden ist, dessen Qualität aber immer nur einartig sein kann, gleichviel wie die äußeren Verhältnisse beschaffen sind. In der Entwicklungstheorie O. Hertwig's wird zwar oft auf die Qualität der Anlagesubstanz hingewiesen, die tatsächliche Rolle, welche sie in derselben spielt, ist aber eine durchaus untergeordnete, sie umfasst einen sehr bescheidenen Teil der Ursachen, welche nach diesem Forscher die Embryonalentwicklung bestimmen sollen.

Die Ursachen der Entwicklung sind also im Keim gegeben, auch wenn sie nicht durch die entsprechenden äußeren Bedingungen zur Entfaltung veranlasst werden. Diese sind nichts weiter, als die auslösenden Reize für die historisch erworbene Ursachensammlung der Anlagesubstanz. Der logischen Notwendigkeit gegenüber, eine solche Präformation des Keimes für die künftige Entwicklung gelten zu lassen, vermochte sich auch O. Hertwig nicht zu entziehen, um aber die Epigenese zu retten, konstruiert er für jede Stufe der Entwicklung eine besondere, neue Ursache, die sich zusammensetzt aus der Anlagesubstanz-Ursache und demjenigen Faktor, der aus den jeweiligen augenblicklichen äußeren Bedingungen resultieren soll und gewissermaßen nach innen übertragen wird. Dabei wird zunächst übersehen, dass die Letzteren für die verschiedensten Formen der Ontogenie dieselben sind, während die die Differenzierung bedingenden Gestaltungsvorgänge durchaus verschieden sind, also von denselben äußeren Bedingungen gar nicht verursacht sein können, weiterhin aber auch, dass wir die Ursachen der Entwicklung nur nach ihren sinnenfälligen Wirkungen, d. i. nach dem formalen Geschehen dieser Entwicklung beurteilen können. Wenn auf irgend einem Stadium der Entwicklung ein Sichtbarwerden vorher unsichtbar gewesener Zustände eintritt oder formal neue Bildungen entstehen, so ist in solchen Vorgängen ledig-

lich die formale Seite ein Novum im epigenetischen Sinne. Die Frage, ob die Entwicklung eine Epigenese oder Evolution sei, bezieht sich aber ganz und gar nicht auf die formale, sondern auf die kausale Seite dieser Entwicklung.

5.

Aus dem Vorstehenden ist zu ersehen, dass es darauf ankommt, zwischen Ursachen und Bedingungen des embryonalen Geschehens scharf zu unterscheiden. Es könnte scheinen, als ob die ganze Controverse über diesen Gegenstand lediglich einen Wortstreit darstelle¹⁾. Dem ist aber durchaus nicht so, es ist weit mehr, als ein Kampf um Worte, denn es handelt sich dabei um die logische Wertung eines Geschehens als Ursache oder Bedingung, die nicht dem Belieben des Einzelnen anheimgestellt ist und deren Wichtigkeit gerade im vorliegenden Fall aus der Bedeutung erhellt, welche diese Wertung für die theoretische Beurteilung der Embryonalentwicklung besitzt. Man würde mit Recht darüber lächeln, wenn Jemand behaupten wollte, eine der Ursachen der Existenz eines Aristoteles sei die Tertiärzeit gewesen. Und doch wird Niemand läugnen können, dass ein solcher Kausalnexus in weitem Abstände zwischen beiden Erscheinungsthatssachen besteht. Eben wegen der Verschiedenheit des Wertes der Ursachen für ein bestimmtes Geschehen bezeichnet man allgemein als Ursache im logischen Sinne den Komplex von Faktoren, welche zunächst und unmittelbar ein Geschehen bewirken, als Bedingungen dagegen diejenigen begleitenden Umstände, welche für die Bethätigung der Ursache die notwendige Voraussetzung sind²⁾. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere z. B. sind in denjenigen äußeren Verhältnissen gelegen, welche eine ausreichende Befriedigung der Bedürfnisse der Tiere gestatten. Diese Bedürfnisse aber sind von der Organisation jener Organismen, also von inneren Ursachen abhängig und nicht von den äußeren Bedingungen, welche die Mittel zu ihrer Befriedigung zu liefern vermögen.

Das Verhältnis von Ursache und Bedingung lässt sich am Besten an einem, dem alltäglichen Leben entnommenen Beispiel verstehen: Ich gehe spazieren; aus dem kausalen Zusammenhange meiner Ueberlegungen, welchen ich mich dabei hingeebe, entsteht in mir die Absicht, das Gehen aufzugeben und zu fahren, ich besteige also einen Wagen und fahre. Die Ursache der Umwandlung meines früheren Gehens in nunmehriges Fahren ist meine aus einem ganz anderen Kausalnexus entstandene Absicht zu fahren, der Wagen, dessen ich mich

1) O. Hertwig scheint dieser Meinung zu sein, denn er betrachtet je nach Bedürfnis denselben Faktor bald als Bedingung, bald als Ursache. Es ist aber klar, dass ein derartiges Verfahren für die Aufstellung einer Theorie, welche eine kausale Erklärung geben will, unstatthaft ist.

2) Cf. Roux's „Einleitung“. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 1, pag. 15.

zur Ausführung meiner Absicht bediene, die äußere Bedingung. Ich fahre nicht, weil es Fahrgelegenheiten gibt, die ja auch da sind, wenn ich gehe, sondern ich fahre, weil mich eine anderweitige Ursache — meine Absicht — dazu veranlasst. Und will ich fahren, obschon keine Fahrgelegenheit vorhanden ist, so ist meine Absicht, trotzdem sie nicht in sinnenfälliges Geschehen umgesetzt werden kann, doch wirklich und bestehend. Das thatsächliche Geschehen — das Vertauschen des Gehens mit dem Fahren — entspricht dem sinnenfälligen Geschehen in der Embryonalentwicklung. Von dem Menschen, der einen Wagen besteigt, weiss Jedermann, dass er fahren will, die nächste Veranlassung, die Ursache also, ist klar. Im embryonalen Geschehen fällt diese Kenntnis weg, wir sind blos auf das äußere Bild der Veränderungen angewiesen, die allein einstweilen unserer Beobachtung zugänglich sind, weil wir die molekulare Struktur der Anlagesubstanz, das, was in unserem Beispiel der Absicht des Menschen entspricht, eine uns dermalen unbekannte Größe ist. Dass schließlich die Fahrgelegenheiten den äußeren Bedingungen der Ontogenie sich analog verhalten, bedarf keiner weitläufigen Begründung. Im Lichte unseres Exempels wird auch das Verhältnis der formalen und kausalen Seite der Embryonalentwicklung klar. Wir kennen nur die äußeren Bedingungen dieser Entwicklung, ihren formalen Ablauf und eine Anlagesubstanz; über deren Organisation wir mit Sicherheit so gut wie nichts aussagen können. Da dieser Faktor also unserer Wahrnehmung entzogen ist, klammern wir uns an die sinnenfälligen Formveränderungen und schliessen: Abänderung der äußeren Bedingungen einerseits, anderes formales Geschehen andererseits und verbinden Beides unmittelbar wie Ursache und Wirkung, und vergessen dabei, dass zwischen diesen Beiden noch der Organismus, Embryo oder die Keimzelle liegt, in welchen die äußeren Bedingungen zunächst eine entsprechende Veränderung der Molekularstruktur hervorrufen müssen, um die sinnenfällige formale Veränderung zu bewirken. In dieser wird jene uns kenntlich. Die Formveränderung ist also im logischen Sinne durch die molekulare Strukturänderung und nicht durch die äußeren Bedingungen verursacht. Die Letzteren können immer nur für das formale Geschehen die Ursachen auslösen, nicht aber selbst die Ursachen sein.

Die Ursachenfolge, welche die Ontogenie der Tiere bewirkt, muss daher in den Qualitäten der Anlagesubstanz von vorneherein festgelegt sein: Die Ursachen der Embryonalentwicklung sind nur einartige, innere, im Keim gelegene. Es ist nun eine selbstverständliche Sache, dass es sich bei der Frage nach dem Wesen des Entwicklungsprozesses, wie bei allen Problemen der Biologie um die kausale und nicht um die formale Seite des zu erklärenden Geschehens handelt, d. h. aber, dass allein die Ursachen im strengen Sinne für die Beurteilung der individuellen Entwicklung maßgebend

sind. Ursächlich gefasst ist daher die Letztere unter allen Umständen eine Evolution und keine Epigenese.

Am Schlusse unserer kurzen Bemerkungen, zu welchen uns die theoretischen Aufstellungen O. Hertwigs die Veranlassung boten, angelangt ¹⁾, können wir das Resultat unserer Betrachtung dahin zusammenfassen, dass die Epigenesistheorie auch in dem evolutionistischen Gewande, in welches sie O. Hertwig zu kleiden versucht hat, eine unhaltbare Lehre ist, und ferner, dass auf dem Boden der Abstammungslehre überhaupt nur eine organische Entwicklungsweise möglich ist, die Evolution.

Diese Einsicht wird früher oder später an die Stelle der lediglich formalen Beurteilungen des Entwicklungsprozesses, welche die alte Präformistik und neuere Epigenese bieten, die kausale Erklärung desselben durch den „phyletischen Evolutionismus“ setzen.

Dass man trotzdem noch lange an der überlieferten Epigenesislehre wird festhalten zu müssen glauben, einer Lehre, welche seiner Zeit, gegenüber der roh präformistischen Evolution, die noch in der Vorstellung der Artkonstanz wurzelte, in der That eine gesunde Reaktion bedeutete, hat einen zwar natürlichen, aber auf die Dauer in der Wissenschaft noch niemals bewährten Grund, den Wundt einmal in den Worten zum Ausdruck brachte:

„Denkgewohnheiten sind manchmal stärker als Gründe.“

Beitrag zur Biologie der Landschildkröten.

Von Dr. Kathariner und Dr. Escherich.

Gelegentlich eines mehrmonatlichen Aufenthaltes im Innern Kleinasiens, speziell in der Umgebung von Angora konnten wir täglich eine dort sehr häufige Landschildkröte in ihrem Freileben beobachten. Sie findet sich nicht nur in den üppigen Saatsfeldern, welche genannte Stadt umgeben, sondern eben so zahlreich an den dünnen, mit der spärlichsten Vegetation versehenen Abhängen der Hügelketten in westlicher und südwestlicher Richtung.

Von Ende April ab konnte man oft das Werben des Männchens um die Liebe des Weibchens beobachten, was auf eine so originelle Weise geschah, dass es der Mitteilung wert erscheinen dürfte.

Zum ersten Mal am 28. April d. J., einem heißen, sonnigen Tag, hörten wir, nachmittags an einem Bergabhange sammelnd, weiter aufwärts ein regelmäßiges Klopfen und Pochen, wie von der Arbeit in einem entfernten Steinbruch herrührend. Als wir nun dem Geräusch nachgingen,

1) Ich möchte nicht unterlassen, an dieser Stelle meinem Freunde H. Spitzer, Prof. d. Philosophie a. d. Universität Graz, für sein liebenswürdiges Interesse an meiner Arbeit, dessen Bethätigung mir eine erwünschte Quelle belehrender Kritik war, auch öffentlich Dank zu sagen.

entdeckten wir als dessen Urheber eine Schildkröte, etwa 20 cm lang, welche mit dem Vorderteil ihres Rückenschildes heftige Stöße gegen den Panzer eines zweiten größeren Individuums ausführte. Sie zog dabei den Kopf ein, stemmte die Vorderfüße gegen den Boden, lehnte sich etwas nach hinten und fuhr dann, die Hinterbeine plötzlich streckend, mit großer Heftigkeit gegen den Panzer des Weibchens (denn um ein solches handelte es sich, wie aus dem Weiteren hervorging). Die Stöße wurden mit solcher Wucht geführt, dass das Weibchen dadurch öfter um einige Centimeter zur Seite geschoben wurde. Wenn das Männchen etwa 20—30 solcher Stöße ausgeführt hatte, lief es nach vorn, gewissermaßen um nach der Wirkung seiner stürmischen Werbung zu sehen. Das Weibchen verhielt sich indess ganz passiv, nur wenn das Männchen nach vorn kam, zog es, heftig zischend, den Kopf ein. Das Männchen wartete nun ruhig den Moment ab, wo das Weibchen sich anschickte die Füße auszustrecken und weiter zu laufen, was es durch wütendes Zubeißen nach diesen vereitelte. Dann kehrte es wieder dazu zurück, das Weibchen mit Stößen zu bearbeiten. Von Zeit zu Zeit fand dieses eintönige Verfahren eine andere, interessante Unterbrechung. Dann lief nämlich das M. nach hinten, stieg mit den Vorderbeinen auf den Rückenschild des W., streckte den Hals so weit als möglich nach vorn und unten heraus und ließ nun mit weit geöffnetem Maule Töne hören, die etwa dem entfernten Schreien eines kleinen Kindes ähnelten und in einem langgezogenen, kläglichen „Aeh, aeh“ bestanden, das auf ziemliche Entfernung hin hörbar war. Dabei war das Benehmen des Weibchens ein ganz merkwürdiges. Auf das Schreien hin streckte es nämlich gleichfalls den Kopf weit hervor und bewegte ihn ruckweise in regelmäßigem Takte nach rechts und links, gleichsam nach dem Urheber der Töne aushorchend.

Plötzlich stieg dann das M. herab und lief rasch nach vorn, aber ohne etwas anderes zu erreichen, als dass das W. wieder eilends mit einem nicht misszuverstehenden Fauchen sich unter seinen Panzer zurückzog. Darauf begann alsbald wieder das Stoßen und so währte das wechselnde Spiel über eine Stunde lang. Endlich schien sich das M. von der Erfolglosigkeit seiner Bemühungen überzeugt zu haben und kroch davon, ohne sich mehr um das W. zu kümmern. Auch dieses setzte seinen Weg nach einer andern Richtung fort. In der Folge beobachteten wir dieses Werben noch häufig, ohne es indess einmal zu einer Paarung kommen zu sehen.

Anhangsweise sei noch folgendes bemerkt. In einer rings von dünnen Abhängen begrenzten Schlucht hatte sich in einer Mulde etwas Regenwasser gesammelt. Zur Mittagszeit konnte man regelmäßig viele Schildkröten aus der ganzen Umgegend hier zusammenkommen sehen, um ihren Durst zu löschen. Sie thaten dies, indem sie sich mit dem Vorderteil in das flache Wasser schoben und mit weitgeöffnetem Maule in langen Zügen tranken. Dann durchwateten sie noch langsam das Becken, um alsdann an den steilen Abhängen wieder emporsteigen und zwar mit einer Sicherheit und Geschwindigkeit, die man den plumpen Tieren nicht zutraut hätte.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

1. Dezember 1895.

Nr. 23.

Inhalt: **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Fortsetzung). — **Korotneff**, Zur Entwicklung der Salpen. — **Lindner**, Zur Kenntnis der Biologie gewisser Vorticellen. — **v. Zittel**, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). — **Zacharias**, Ueber die Möglichkeit einer biologischen Bonitierung von Fischteichen.

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale
Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese.

Von **Curt Herbst**.

(Fortsetzung.)

Wir wollen mit den

I. Ontomorphogenen Reizen

beginnen und in dieser Gruppe wieder zwei sekundäre Unterabteilungen unterscheiden, deren kausale Bedeutung grundverschieden ist. Diese beiden Unterabteilungen werden uns sofort klar werden, wenn wir uns einmal überlegen, worin eigentlich die Wirkung des Lichtes in folgenden zwei Beispielen besteht. Als oben S. 725 von den Photomorphosen die Rede war, sahen wir nämlich, dass bei *Lepismium radicans* die Wurzeln immer nur an der Schattenseite des abgeschnittenen Sprosses entstehen; das Licht hindert also an der beleuchteten Seite die Wurzelbildung und lokalisiert sie auf die beschattete, zur Wurzelbildung aber selbst ist es nicht nötig, da im Dunklen an allen Seiten Wurzeln hervorzuwachsen. Im Gegensatz hierzu erfuhren wir in dem gleichen Kapitel, dass das Licht den sich aus Sporen entwickelnden Lebermoosembryonen nicht nur ihre Dorsoventralität aufprägt, sondern zur Einleitung der Keimung unentbehrlich war; im Dunklen blieben die Sporen unentwickelt.

Die zwei ihrer kausalen Bedeutung nach grundverschiedenen Unterabteilungen von ontomorphogenen Reizen liegen nach diesen Auseinandersetzungen auf der Hand. Wir können deshalb sofort mit den

1) lokalisierenden, aber zur Einleitung der Bildungsprozesse an und für sich unnötigen ontomorphogenen Reizen

beginnen. Von *Lepismium* abgesehen dürfte in diese Kategorie auch die Wurzelbildung des Epheu gehören, welche nach Sachs [56] bekanntlich nur an der Schattenseite stattfindet, da es wohl zumal wegen der leichten Umkehrbarkeit der Dorsoventralität in diesem Fall als ausgemacht gelten darf, dass sich die Wurzeln im Dunkeln auf allen Seiten des Sprosses gleichmäßig entwickeln würden. Eine gleiche lokalisierende Wirkung des Lichtes offenbart sich auch bei der Knollenbildung der Kartoffel, welche bekanntlich bei Verdunkelung auch an oberirdischen Organen hervorgerufen werden kann. Sehr deutlich tritt ferner die bloß lokalisierende Wirkung des äußeren Faktors bei den Barymorphosen hervor; so z. B. bei der Entwicklung des Embryo von *Marsilia* und bei der Wurzelbildung von *Thladiantha dubia* und *Heterocentron diversifolium*. Endlich dürfte es sich auch bei der Entstehung der Stolonen jener Hydroidpolypen, bei denen der Bildungsort der betreffenden Organe entweder durch die Schwerkraft (*Antennularia*) oder durch das Licht (*Sertularia polyzonias*) bestimmt wird, um eine rein beschränkende Wirkung der äußeren Agentien handeln.

Wollen wir uns diese nur hemmende Wirkung an Mechanismen klar machen, so könnten wir sagen: die äußeren Faktoren — sollte es nicht auch derartige innere geben? — bringen die Gestaltungsmechanismen an gewissen Stellen zum Stillstand, während sie dieselben an anderen weiter gehen lassen¹⁾. In allen den Fällen, welche zu dieser Kategorie gerechnet werden müssen, ist demnach der Einfluss der Agentien ein negativer, und man könnte in Folge dessen in Zweifel sein, ob man derartige Erscheinungen überhaupt zu den morphogenen Reizwirkungen zählen darf. Ich glaube aber, dass dieser Zweifel verschwindet, wenn wir bedenken, dass auch durch rein lokalisierende Wirkungen typische z. B. dorsoventrale Bildungen zu Stande kommen können; und im übrigen ist die ganze Frage von sehr wenig Belang, wenn man nur das Wichtigste nicht übersieht, nämlich dass die im Vorstehenden aufgestellte Unterabteilung der ontomorphogenen Reize wegen ihres lokalisierenden Charakters in kausaler Hinsicht scharf von der folgenden Gruppe zu sondern ist.

2) Ueber die zur Einleitung der Bildungsprozesse unumgänglich notwendigen ontomorphogenen Reize.

a) Von der Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Lebermoossporen haben wir bereits oben gesprochen; wir wollen deshalb hier nur noch hinzufügen, dass das Licht auch für die Entwicklung

1) Wir werden uns auch bei den übrigen Gruppen von morphogenen Reizen einer ähnlichen Ausdrucksweise bedienen, da sich die verschiedenen Erscheinungen hierdurch sehr klar und anschaulich machen lassen.

der Seitensprosse der Brutknospen nach Pfeffer [46] unentbehrlich ist, da dieselbe im Dunkeln gänzlich unterbleibt. Auch bei *Caulerpa* ist nach Noll's [41] Untersuchungen das Gleiche der Fall, wenigstens brachten 12 Blätter, welche im Dunkeln gehalten wurden, im Ganzen nur 3 Neubildungen¹⁾ hervor, welche noch dazu bald wieder zu Grunde gingen, während zwölf andere im Licht auf der beleuchteten Seite 196 Knospen erzeugten. Diese letztere Thatsache zeigt zugleich, dass es sich hier wie in den beiden ersten Beispielen nicht nur um die Einleitung von Entwicklungsprozessen durch das Licht, sondern auch um deren Lokalisierung wie in der ersten Unterabteilung handelt. Man kann also sagen, dass in diesen Fällen durch das Licht gewisse Bildungsmechanismen, welche in allen Teilen des Organismus resp. des Embryo latent vorhanden sind, nur an ganz bestimmten Stellen d. h. hier an der am stärksten beleuchteten Seite in Thätigkeit gesetzt werden.

Gehen wir nun die Reihe der formativen (morphogenen) Reize weiter durch, so sehen wir, dass auch alle gestaltenden Wirkungen des Kontaktes, des Zuges und der gesteigerten Transpiration hierher zu rechnen sind, da dieselben bekanntlich bei Wegfall der betreffenden Agentien ebenfalls unterbleiben. Letztere setzen also — ebenso wie das Licht in den drei zuerst genannten Beispielen — die in Ruhe befindlichen, aber vorbereiteten Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit: sie öffnen das Ventil der Maschine, um mich zwar bildlich, aber klar und präzise auszudrücken.

β) Es gibt nun aber ferner Erscheinungen, wo durch den äusseren Faktor ebenfalls ein Entwicklungsmechanismus in Gang gesetzt wird, wo aber bei Wegfall dieses Anstoßes sofort an Stelle des einen ein anderer, oder vielmehr der andere Bildungsprozess — denn es handelt sich hier meist nur um zwei Möglichkeiten — in Thätigkeit gerät, während bei den unter α) angeführten Fällen dann überhaupt jede spezifische Bildung unterblieb. Denken wir uns ein Dampfrohr derartig mit zwei verschiedenen Maschinen verbunden, dass durch Drehung eines und desselben Ventils entweder die eine oder die andere in Aktion gesetzt wird, so haben wir im Prinzip die beste Vorstellung von dem Wesen dieser Gruppe von ontomorphogenen Reizen. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert das Verhalten jener Pflanzen, deren indifferente Blattanlagen an den Rhizomen entweder zu schuppenartigen Niederblättern oder zu echten Laubblättern werden können, je nachdem die Entwicklung in der Erde d. h. in der Dunkelheit oder im Lichte stattfindet²⁾. Prinzipiell dasselbe lernen wir auch bei der

1) Welcher Umstand die Entstehung dieser 3 Neubildungen hervorgerufen hat, ist schwer zu sagen. Sollte hier die Schwerkraft mitgewirkt haben oder das Licht doch nicht vollständig abgeschlossen gewesen sein?

2) Man vergl. hierzu oben S. 731.

Siphonae *Bryopsis* und bei den Aroideen *Yucca* und *Cordilene* kennen, bei welchen es von der Richtung der Schwerkraftswirkung abhängt, ob aus derselben Anlage ein blatt- oder wurzelartiges Gebilde (*Bryopsis*) resp. ein Rhizomspross mit ringförmigen Niederblättern oder ein echter Laubspross (*Yucca* und *Cordylene*) hervorgeht. Je nachdem die betreffende Organanlage also nach oben oder unten gekehrt ist, wird ein anderer Bildungsmechanismus, eine andere Reaktionskette — wie wir auch sagen können — in Thätigkeit gesetzt¹⁾. Auch die Entwicklung der amphibischen Gewächse ist hierher zu rechnen, und zwar ist es hier die Beschaffenheit des umgebenden Mediums, welche den einen von den beiden möglichen Bildungsprozessen abstellt, den anderen aber dafür in Gang bringt. Bei jenen Formen, wo außerdem noch Schwimmblätter vorkommen können, liegen die Verhältnisse noch komplizierter.

In allen vorstehenden Beispielen handelte es sich stets um äußere formative Reize, es dürfte aber auf der Hand liegen, dass sich auch unter den zahlreichen, zur Zeit noch unbekannten inneren Lösungsursachen viele finden werden, welche diesen „Umschaltungscharakter“ — wie wir kurz sagen können — aufweisen. Sollte es sich z. B. in Zukunft herausstellen, dass das Geschlecht häufig oder auch meist durch einen inneren formativen Reiz bestimmt wird, so würden wir es in derartigen Fällen mit inneren „Umschaltungsreizen“ zu thun haben²⁾.

γ) Bei den im vorigen Paragraphen analysierten Erscheinungen handelte es sich um eine Veränderung der Reaktionsfähigkeit von Grund aus d. h. also um die „Einschaltung“ einer ganz anderen Reaktionskette. Es ist nun aber auch eine Veränderung möglich, bei welcher kein vollkommen anderer Gestaltungsmechanismus in Thätigkeit gesetzt wird, sondernder bereits existierende Abänderungen erfährt, mögen dieselben nun in der Umordnung schon vorhandener oder in der Einfügung neuer Glieder in die alte Reaktionskette bestehen. An der Hand eines technischen Beispiels ist es leicht, sich diese Art von Veränderung der Reaktionskette klar zu machen. Stellen wir uns nämlich vor, dass in einer chemischen Fabrik, in welcher bestimmte Stoffe dargestellt werden, in die Retorten ein oder auch mehrere Stoffe gebracht werden, die eigentlich nicht zu dem Ablauf der chemischen Prozesse gehören, so würde der Endeffekt ganz anders als vorher ausfallen, und zwar würde derselbe zwei Momenten seinen spezifischen Charakter verdanken, einmal nämlich den bereits vorhanden gewesenen Stoffen und zweitens den neu hinzugefügten. Die Qualität

1) Cf. oben S. 734.

2) Das in diesem Paragraphen Gesagte widerspricht nicht etwa den Erörterungen am Ende des ersten Kapitels im allgemeinen Teil; wir sind vielmehr hier nur in unsrer Analyse weiter vorgedrungen, was durch den nachfolgenden Paragraphen γ) übrigens noch deutlicher hervortreten dürfte.

der Faktoren, welche den ursprünglichen Prozess abändern, ist also zugleich mitbestimmend für die Natur des Resultates.

In einer gewissen Kategorie von ontomorphogenen Reizen haben wir nun meiner Meinung nach prinzipiell gleiche Erscheinungen vor uns: die Ausbildung der Frucht nach erfolgter Befruchtung ist es, woran ich hier z. B. denke. Dass der Anstoß, welcher von der befruchteten Eizelle resp. von den in Entwicklung begriffenen Embryonen ausgeht, hier in einigen, wenn auch nicht allen Fällen einen direkten Einfluss auf das Endresultat ausüben kann, scheint mir daraus hervorzugehen, dass nach den Angaben Focke's¹⁾ über die „Henien“ die Bastardbefruchtung bisweilen bereits auf die Ausbildung der Frucht einen Einfluss ausübt. Einige der von Focke zitierten Fälle scheinen mir der Kritik sicher Stand zu halten.

Eine große Anzahl von Beispielen, welche hierher zu rechnen sind, werden wir unter den pathomorphogenen Reizen kennen lernen; es darf jedoch als ausgemacht gelten, dass sich auch noch viele andere Fälle unter den ontomorphogenen Reizwirkungen finden werden, in denen es sich um eine gleiche Veränderung der Reaktionskette handelt, und zwar sind dieselben unter den formativen Reizen chemischer Natur zu suchen, womit freilich nicht gesagt sein soll, dass alle Chemomorphosen diesen Charakter haben müssen, denn die Erzeugung resp. Ausbildung der Samenknospen bei den Orchideen in Folge eines vom Pollen ausgehenden Reizes dürfte z. B. unter die Kategorie *a*) zu rechnen sein d. h. der chemische Reiz des Pollens dürfte nur das „Ventil öffnen“, sonst aber ohne Einfluss auf den Ablauf des Gestaltungsmechanismus sein. Letzteres ist aber — um dies noch einmal zu betonen — die Hauptsache. Ob das Ventilöffnen dabei von demselben Faktor oder auch von einem anderen besorgt wird, ist vollkommen nebensächlich, es kommt nur darauf an, dass ein Entwicklungsmechanismus überhaupt vorhanden ist, auf den das Agens verändernd einwirken kann. Dieser notwendig vorausgesetzte Mechanismus ist aber das Wachstum, welches demnach entweder noch in voller Thätigkeit oder wenigstens noch anfachungsfähig sein muss, sofern der die Reaktionskette verändernde Faktor überhaupt einen Erfolg haben soll.

Dem aufmerksamen Leser wird es nicht entgangen sein, dass nach der Driesch'schen Auffassung die Lithiumwirkung im Prinzip auch zu den in diesem Paragraphen charakterisierten morphogenen Prozessen gehört, da bei ihr das Endresultat, welches in einer andersartigen Urdarmbildung besteht, ebenfalls durch Abänderung der normalen Reaktionskette zu Stande gekommen zu denken ist. Obwohl wir in diesem Abschnitt nur von ontomorphogenen Reizen reden wollten, habe ich es doch für gut befunden auf diese Aehnlichkeit

1) Focke W. O., Die Pflanzenschlinge. Berlin 1881. S. 512—518.

hinzuweisen, da wir durch dieselbe berechtigt werden, alle in die Kategorie γ) gehörigen morphogenen Faktoren mit dem Namen „strukturelle Reize“ zu belegen. Dieses Wort soll nämlich aussagen, dass durch die betreffenden Agentien die Struktur der Reaktionskette d. h. die bestimmte Ordnung von Ursachen und Wirkungen, welche vom Reizanstoß zum normalen Reizerfolg führt, abgeändert wird.

3) Zusammenstellung der verschiedenen Kategorien der ontomorphogenen Reize.

Nachdem wir in den beiden vorstehenden Abschnitten 1 und 2 die verschiedenen Arten von ontomorphogenen Reizen analysiert haben, wollen wir dieselben der Deutlichkeit wegen hier noch einmal zusammenstellen:

- 1) Lokalisierende Reize: Sie stellen die Entwicklungsprozesse an gewissen Stellen ab, an anderen resp. an einer anderen lassen sie dieselben weiter gehen. Entbehrliche Reize.
- 2) Notwendige Reize:
 - a) Die Reize „öffnen nur das Ventil“. Auslösungsreize s. str.
 - β) Sie setzen einen der an Zahl beschränkten (meist zwei) Entwicklungsmechanismen in Thätigkeit und stellen damit zugleich die übrigen (meist ist es einer) ab.
 Umschaltungsreize. Dichogenie (de Vries).
 - γ) Sie verändern die Zusammensetzung (Struktur) der Reaktionskette d. h. der geordneten Folge von Ursachen und Wirkungen, welche zwischen Reizanstoß und Endeffekt liegen. Strukturelle Reize. Diese Gruppe steht insofern mit allen vorangehenden im scharfen Gegensatz, als nur hier das Agens einen direkten Einfluss auf die Beschaffenheit des Endeffektes ausübt, indem eben das Ursachengetriebe nicht nur in Thätigkeit gesetzt resp. angehalten, sondern in seiner Zusammensetzung affiziert wird.

Auf die Wichtigkeit der scharfen Trennung der verschiedenen formativen Reize nach ihrer kausalen Wertigkeit braucht wohl nicht erst noch einmal hingewiesen zu werden. Dieselbe tritt meiner Meinung nach gerade in Folge der von uns gewählten Darstellungsweise deutlich genug hervor. Ich will jedoch nicht unterlassen das eine besonders zu betonen, dass ich mir nämlich sehr wohl bewusst bin, mit vorstehender Analyse der ontomorphogenen Agentien nichts Definitives geleistet zu haben, da ja dieser erste Versuch notgedrungen nicht nur deswegen unvollkommen ausfallen musste, weil man das erste Mal nie das Gebiet ganz klar zu überschauen vermag, sondern weil ein solches Ueberschauen zur Zeit wegen unserer mangelhaften Einsicht in die betreffenden Organbildungsprozesse überhaupt unmöglich ist. Es dürfte deshalb durch künftige Forschungen eine viel weiter gehende Analyse ermöglicht werden, welche sich wahrschein-

lich namentlich auf die Kategorie 2 γ erstrecken würde. Uebrigens glaube ich, dass die vier oben aufgestellten Kategorien auch in Zukunft erhalten bleiben werden, wenn sich auch ihre Zahl vermehren sollte; und ich glaube dies auch dann noch, falls man sich genötigt sehen sollte, manche Beispiele anders aufzufassen, als wir es oben gethan haben. Sollte man z. B. annehmen müssen, dass bei der Entwicklung von Laubblättern an Rhizomen, welche dem Einfluss des Lichtes ausgesetzt sind, kein ganz anderes Ursachengetriebe als bei der Bildung von Niederblättern in Thätigkeit gesetzt wird, sondern dass nur an die Reaktionskette, welche zu letzteren Organen führt, eine fest bestimmte Reihe anderer Ursachen und Wirkungen durch das Licht angeschlossen wird, so bliebe die Sachlage im Prinzip doch dieselbe. Wollte man sich eines technischen Gleichnisses bedienen, so müsste man dann zwar sagen, dass durch die von äußeren Faktoren besorgte Umdrehung des Ventils an die bereits im Gange befindliche Maschine die andere angeschlossen wird, welche das Produkt der ersten übernimmt und weiter verarbeitet, so dass das Endresultat schließlich ein ganz anderes als bei Wegfall des äußeren Agens wird, der Umschaltungscharakter dieses letzteren wäre aber damit doch nicht beseitigt, da ja die angefügte Maschinerie eine ganz bestimmte ist und bei der Abstellung derselben die andere in ihrer Weise weitergeht und das ihr allein eigene Endprodukt liefert.

Bei der Aufzählung der Beispiele für die verschiedenen Kategorien ontomorphogener Reize habe ich mich darauf beschränkt, nur solche zu wählen, deren Stellung schon jetzt wenigstens mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zu beurteilen ist. Sämtliche Fälle von formativen Reizwirkungen, welche wir im speziellen Teil kennen gelernt haben, genau zu klassifizieren, wäre zur Zeit nicht nur nutzlos, sondern zum Teil sogar ganz unmöglich gewesen, da wir in vielen Fällen bis jetzt noch nicht im Stande sind, das Wesen der Reizwirkung mit einem gewissen Grad von Sicherheit zu analysieren. Ernente Untersuchungen müssen uns erst hierzu eine Stütze liefern. So wäre es z. B. wichtig zu wissen, ob das Licht für die Entwicklung der Farnprothallien unentbehrlich ist oder nicht, und wie die Struktur derselben beschaffen sein würde, falls alle beide Seiten vollkommen gleichmäßig beleuchtet werden. Dieses letztere Experiment sollte auch mit den Zweigen von *Thuja occidentalis*, denen die Dorsoventralität — wie wiederholt bemerkt — durch das Licht induziert wird, angestellt werden. Pfeffer [46] ist bis jetzt wohl der einzige gewesen, welcher in seinen „Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen“ (1871) auf diese Frage geachtet hat, indem er festzustellen suchte, welchen Einfluss gleichmäßige allseitige Beleuchtung auf die Ausbildung der Seitensprosse von *Marchantia*-Brutknospen ausübt. Seine Untersuchungen führten freilich zu keinem definitiven Resultate.

den, dass mir für die kausale Auffassung der Ontogenese die erste und die letzte der vier Reizkategorien am wichtigsten zu sein scheinen. Die letzte nämlich deswegen, weil sie die einzige ist, wo die Natur des Agens jene des Endeffektes teilweise mitbestimmt, und die erste gerade wegen ihres reinen negativen, lokalisierenden Charakters. Da wir nämlich bekanntlich durch zahlreiche Thatsachen dazu gezwungen sind, eine qualitative Sonderung der Anlagesubstanz vermittle der Furchung zu verwerfen, so geben uns diese lokalisierenden Reizwirkungen einen Fingerzeig, wie doch örtlich beschränkte Differenzierungen zu Stande kommen können, wenn auch sämtliche Elemente dieselben Entwicklungsmöglichkeiten besitzen. Wir haben bereits oben angedeutet, dass vielleicht nicht nur äußere, sondern auch innere Faktoren derartig lokalisierend wirken dürften.

Soviel über die ontogenetischen organbildenden Faktoren; wenden wir uns nunmehr zu den

II. Pathomorphogenen Reizen.

Auch in dieser zweiten Hauptgruppe von formativen Reizen haben wir es mit verschiedenen Kategorien zu thun, welche in kausaler Hinsicht wohl von einander unterschieden sind. Die erste dieser Unterabteilungen wird durch die

1) allotopen morphogenen Reize

repräsentiert. Das Charakteristikum derselben besteht darin, dass sie die Entstehung normaler Organe an Stellen hervorrufen, wo sonst überhaupt keine Organbildung stattfindet. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür liefert die eigenartige Galle, welche von *Cecidomyia Poue* an *Poa nemoralis* erzeugt wird. Nach den Angaben Beyerinck's [5] besteht dieselbe aus einer länglichen Geschwulst, welche in der Wachstumszone des Stengels zwischen diesem und der Blattscheide entsteht und mit zahlreichen, endogen entstandenen Wurzeln besetzt ist. Letztere unterscheiden sich nur wenig von normalen Wurzeln — und zwar nach der Meinung Beyerinck's wahrscheinlich nur wegen des Aufenthaltes in einem abnormen Medium —, ja, in die Erde gepflanzt, wachsen sie sogar zu langen und nunmehr vollkommen normalen Wurzeln aus.

Von der größten Wichtigkeit ist nun für uns der Umstand, dass die erwähnten Gallenwurzeln von dem formativ wirkenden Stoffwechselprodukt der Gallmückenlarve¹⁾ an Stengelpartien hervorge-

1) Die chemische Natur des formativen Reizes geht in diesem Falle daraus deutlich hervor, dass sich die Wucherung auf beiden Seiten in einiger Entfernung von der in der Wachstumszone festgeklebten Larve zu entwickeln beginnt. Hiernach ist nämlich eine rein mechanische Wirkung ausgeschlossen;

rufen werden, welche normalerweise zur Adventivwurzelbildung nicht befähigt sind, da letztere bekanntlich auf die Grasknoten beschränkt ist. Man ersieht hieraus, dass unser Beispiel genau der Definition entspricht, welche wir oben von den allotopen Reizen gegeben haben.

2) Die metamorphogenen Reize.

Handelte es sich im vorigen Paragraphen um normale Organbildung an Orten, wo sonst keine stattfindet, so haben wir es hier mit jenen Bildungsabweichungen zu thun, wo an Stelle eines Organes ein anderes entsteht. Die Organanlage wird also durch den äußeren oder auch inneren Faktor metamorphosiert, und wir können deshalb in derartigen Fällen von metamorphosierenden formativen oder kurz und besser von metamorphogenen¹⁾ Reizen reden. Die Vergrünung und Füllung von Blüten, welche durch Milben, Pflanzenläuse oder parasitische Pilze — wie wir oben S. 754 sahen — veranlasst werden können, sind hierher zu rechnen, denn es handelt sich in diesen Fällen stets um die Erzeugung eines Organes an Stelle eines anderen: an Stelle von Staubgefäßen entstehen Blumenblätter und an Stelle dieser beiden können mehr oder weniger deformierte grüne Laubblätter entstehen. Vergrünung von Blüten kann übrigens auch durch innere metamorphogene Reize hervorgerufen werden, wie dies das Vorkommen der betreffenden Umwandlungen bei Bastarden beweist (Kerner [32]). Die von Leitgeb beschriebene Entstehung von Brutknospen an Stelle von Archegonien an den weiblichen Hüten von *Marchantia polymorpha*²⁾ dürfte ebenfalls durch einen inneren Faktor herorgehoben worden sein. Eine größere Anzahl von Beispielen aufzuzählen, halte ich für überflüssig; die wenigen angedeuteten Fälle scheinen mir zur Illustrierung dieser zweiten Unterabteilung der pathomorphogenen Reize vollkommen zu genügen. Wir wollen infolgedessen sofort zur dritten und letzten Kategorie, den

3) neomorphogenen Reizen

übergehen. Dieselben sind dadurch charakterisiert, dass sie die Entwicklung eines neuen, dem Organismus sonst fremden Gebildes veranlassen. Die höher differenzierten Gallenbildungen sind als typische Repräsentanten dieser Kategorie aufzufassen.

Es liegt auf der Hand, dass den drei vorstehenden Kategorien von pathomorphogenen Reizen eine sehr verschiedene

es kann nur ein Stoff sein, welcher sich auf eine größere Entfernung auszuweiten vermag.

1) Das von Loeb [36] eingeführte Wort „Heteromorphose“ können wir nicht ohne weiteres an Stelle von Metamorphose verwenden, da mit dem ersteren Ausdruck die Regeneration eines Organes an Stelle eines anderen gemeint ist.

2) Man vergl. Sachs [58. Bd. II. S. 1174].

zukommt, wenn gleich es zur Zeit eine Unmöglichkeit ist, den speziellen Charakter dieser Wertigkeit in den einzelnen Fällen mit Sicherheit zu bestimmen. Schon bei der oben erwähnten eigenartigen Wurzelgalle stoßen wir auf große Schwierigkeiten, wenn wir in das Wesen ihres Bildungsprozesses einzudringen versuchen. Auf der einen Seite könnte man hier nämlich annehmen, dass in der Wachstumszone der Stengelglieder von *Poa nemoralis* das Ursachengetriebe, welches zur Bildung von Wurzeln führt, fix und fertig ist, dass aber die Auslösungsursache normalerweise hier fehlt, welche dasselbe in Gang setzt, und dass dieses „Ventilöffnen“ in unserem Falle von dem Stoffwechselprodukt der Gallenmückenlarve besorgt wird. Bei der Richtigkeit dieser einen Alternative hätten wir also einen Auslösungsreiz s. str. also die weiter oben charakterisierte Kategorie 2 α vor uns.

Auf der anderen Seite wäre es nun aber auch möglich, das durch den Reiz des Gallentieres das zur Wurzelbildung notwendige Ursachengetriebe erst hergestellt und an die bereits im Gange befindliche Maschine, d. h. an das Wachstum, welches der betreffenden Stelle für gewöhnlich eigen ist, angeschlossen wird. Wir würden es in diesem Falle — wie leicht ersichtlich — mit einer anderen Reizkategorie, nämlich mit 2 γ d. h. mit einem strukturellen Reize zu thun haben: das Wachstum der betreffenden Stelle des *Poa*-Stengels würde also durch den Reiz der Gallenmückenlarve in jene Bahnen gelenkt, welche zur Wurzelbildung führen.

Auch bei Beurteilung der kausalen Wertigkeit der metamorphogenen Reize sind zur Zeit noch verschiedene Auffassungen möglich, doch dürfte man vielleicht mit der Annahme das Richtige treffen, dass die gleiche Anlage sämtliche Reaktionsketten, welche zu Laub-, Kelch-, Kronen- Staub- und Fruchtblättern führen, enthalten und dass zum Ingangsetzen einer jeder derselben eine besondere Aulösungsursache notwendig ist. Der metamorphogene Faktor würde dann derartig wirken, dass er den Beginn und Ablauf jenes Ursachengetriebes, welches der betreffenden Stelle normalerweise eigen ist, verhindert und dafür ein anderes in Thätigkeit setzt. Hiernach wären also die metamorphogenen Reize nicht mit der oben aufgestellten Kategorie 2 β d. h. mit den Umschaltungsreizen zu parallelisieren; und ich glaube, dass man dieses auch dann nicht thun dürfte, wenn sich unsere vorgetragene Auffassung als verfehlt herausstellen sollte.

Was endlich noch die neomorphogenen Reize anbetrifft, so scheint es mir wahrscheinlich zu sein, dass dieselben der Kategorie 2 γ , also den strukturellen Reizen, an die Seite zu stellen sind. Es liegt nämlich auf der Hand, dass in dieser Gruppe die Natur des morphogenen Faktors jene des Endeffektes zum Teil mitbestimmt, was sich deutlich aus der Thatsache zu erkennen gibt, dass an den Blättern

derselben Eichenart zahlreiche verschiedene Gallen erzeugt werden können.

Ich will nicht unterlassen, hier noch einmal darauf hinzuweisen, dass wir auch für diese strukturellen Reize eine gewisse Vorbereitung annehmen müssen, wenn wir auch ihren Auslösungscharakter im engeren Sinne (= Ventilöffnen) d. h. also ihre Stellung zur Kategorie 2 a verwerfen: ohne Reaktionsfähigkeit keine Reaktion — dies ist ein Satz, an dem sich nicht rütteln lässt. Man stelle sich einmal die formative Wirkung des „Giftstoffes“ eines Gallentieres etwas realer vor und man wird die Giltigkeit dieses Satzes ohne weiteres einsehen. Nehmen wir z. B. einmal an, dass das gallenerzeugende Sekret die geregelte, zur normalen Entwicklung notwendige Folge chemischer Prozesse in der affizierten Zellengruppe auf diese Weise abändert, dass es mit einem oder mehreren Stoffen dieser Reaktionskette Verbindungen eingeht, so ist doch die Voraussetzung selbstverständlich die, dass in der betreffenden Zellengruppe überhaupt Stoffe vorhanden sein müssen, welche sich mit dem eingepfropften verbinden können. Diese Sachlage bliebe im Prinzip ganz dieselbe, wollte man sich den Gallenbildungsprozess so vorstellen, dass der eingepfropfte Stoff nach Art eines Katalysators wirkt d. h. dass er, ohne sich selbst direkt daran zu beteiligen, die Entstehung neuer Verbindungen in Szene setzt, denn es müsste dann eben die Existenz von Stoffen vorausgesetzt werden, welche die Fähigkeit haben, durch einen anderen katalytisch wirkenden Stoff zur Vereinigung gebracht werden zu können.

f) Ueber die Bedeutung der pathomorphogenen für die kausale Auffassung der ontomorphogenen Reize.

1.

Die große Bedeutung, welche die pathomorphogenen Reize und ihre Wirkungen für die kausale Auffassung ontogenetischer Prozesse bei den Pflanzen haben, springt am besten in die Augen, wenn wir uns noch einmal an jene eigenartige, mit Wurzeln besetzte Galle erinnern, welche von *Cecidomyia Poae* an *Poa nemoralis* herangerufen wird und von uns oben als Beispiel für die allotopen morphogenen Reize angeführt wurde. Die Wurzeln dieser Galle unterscheiden sich nur wenig von normalen, ja können — wie wir bereits erwänten — in solche übergehen, wenn sie in Erde eingepflanzt werden. Ihre Bildung wird nun aber in diesem Falle durch einen Stoff, welchen die Gallmückenlarve ausscheidet, in Erscheinung gerufen; so wäre also der Schluss berechtigt, dass auch in der normalen Entwicklung ein Stoff die Wurzelbildung auslöst?

Die Frage wäre mit „Ja“ zu beantworten und müsste sogar noch dahin erweitert werden, dass es derselbe Stoff sowohl in der normalen Entwicklung wie bei der Gallenbildung sein muss, falls es vollkommen

selbe Veränderung stets nur durch dieselbe Reizursache ausgelöst werden könnte. Entspräche der Reiz des Galltieres dem „Ventilöffnen“, so wäre also in technischer Sprache die Voraussetzung der Berechtigung unsres Schlusses die, dass das Ventil nur durch einen ganz bestimmten Stoff — etwa durch Explosion — geöffnet werden könnte; hätte der Reiz dagegen die Erzeugung der Reaktionskette zu besorgen, so bestünde die Bedingung für die Richtigkeit des Schlusses darin, dass der Wurzelbildungsmechanismus nur auf eine genau bestimmte Weise hergestellt werden könnte. Beide Voraussetzungen stehen nun aber leider keineswegs fest, denn ebenso wie ich ein Ventil, das zum Aufdrehen mit der Hand eingerichtet ist, mit Pulver aufsprengen und Wasser aus H und O darstellen kann, indem ich entweder einen elektrischen Funken durch das Knallgas schlagen oder letzteres gegen einen Platinschwamm anströmen lasse, so wäre auch in demselben Organismus das Zustandekommen der gleichen Reaktion durch verschiedene Reize sehr wohl denkbar. Für die Entwicklungsgeschichte zweier differenten Formen gilt jedenfalls der Satz: „Gleiche Wirkungen, gleiche Auslösungsursachen“ absolut nicht immer, wie wir oben bei Besprechung der Haftscheibenbildung von *Ampelopsis hedracea* und *A. Veitchii* gesehen haben, und in der Entwicklung einer und derselben Form ist seine Giltigkeit zum mindesten nicht bewiesen.

Unser obiger Schluss ist somit nicht ohne weiteres berechtigt: wir vermögen aus dem von der Gallmücke angestellten Experiment nur zu lernen, dass die Hervorrufung von Wurzelbildung mittels eines bestimmten Stoffes möglich ist und dass die Natur bei der Erzeugung der Wurzeln an der betreffenden Grasart ebenso verfahren könnte, dass sie es aber vielleicht nicht unbedingt braucht.

Prinzipiell gleiche Erörterungen ließen sich über die Bedeutung der metamorphogenen Reize anstellen. Ist es nämlich wirklich ein von den Phytopen ausgeschiedener Stoff, welcher bei Valerianaceen und Cruciferen die Entstehung von Blumenblättern an Stelle von Staubgefäßen hervorruft, so geht daraus hervor, dass auch normalerweise ein Blumenblatt auf die gleiche Weise entstehen könnte. Wir erlangen also auch durch diese Kategorie der pathomorphogenen Reize zwar keine Sicherheit, wohl aber ein Verständnis für die möglichen Ursachen normaler Organbildung.

Von nicht so großer Bedeutung für die kausale Auffassung ontogenetischer Prozesse erweisen sich die Wirkungen der neomorphogenen Reize, da durch dieselben nicht die Entstehung normaler Organe, sondern neuer, dem Organismus sonst fremder Gebilde veranlasst wird. Wir können in Folge dessen aus der Kenntnis der Bildungsursachen der letzteren für die kausale Auffassung der normalen Organogenese nur Prinzipielles, aber nichts Spezielles lernen.

Immerhin ist auch dieser Fingerzeig sehr wertvoll, und schon von vielen Forschern ist seine Bedeutung für die kausale Morphogenese richtig erkannt worden, so namentlich von M. W. Beyerinck selbst, welcher in seinen verschiedenen Werken über Gallen [4—6] den kausalen Gesichtspunkt nie aus den Augen verloren hat. Ich kann deshalb nicht umhin, einen Passus dieses Forschers aus seiner Arbeit: „Ueber das Cecidium von *Nematus capreae* auf *Salix capreae*“ (1888) hier wörtlich wiederzugeben: „die sehr große physiologische und anatomische Analogie, welche zwischen den Cecidien und den normalen Organen existiert, zwingt uns, diese augenscheinlich so verschiedenen Produkte des Lebens als durch ähnliche Kräfte erzeugt aufzufassen. Das Verhältnis zwischen einem Vegetationspunkte und einem dadurch produzierten Blatte ist kein anderes als dasjenige zwischen dem jugendlichen Blatte und einem daraus entstehenden Cecidium. Wenn, wie oben erwiesen, Wachsenzyme das cecidiogene Protoplasma affizieren, so muss das nämliche der Fall sein, wenn eine Blattanlage aus einem Meristeme entsteht, allein in diesem letzteren Falle ist das Wachsenzym natürlich ein Produkt des pflanzlichen Protoplasmas selbst, während es im ersteren durch ein Tier in das Protoplasma der Pflanze gebracht wird.“ Wenn wir in diese Sätze an Stelle der zuversichtlichen Worte „zwingt“ und „muss“ bescheidenere einsetzen, so sind sie ohne weiteres zu unterschreiben.

Mit dieser Unterschrift haben wir aber zugleich auch unsere Zustimmung zu der Hypothese gegeben, welche Julius Sachs vor bereits 13 Jahren in seiner bekannten Untersuchung „Ueber Stoff und Form der Pflanzenorgane“ aufgestellt hat. In neuerer Zeit (1893) ist Sachs in einer ebenfalls sehr beachtenswerten Arbeit: „Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize“ [59] wieder auf seine Theorie und auf die Bedeutung der Gallenbildungen für dieselbe zu sprechen gekommen. „... Ebenso wie wir die Form einer Galle als das Resultat des von dem Tier ausgeübten Reizes betrachten müssen, der je nach der Entwicklungsphase des Pflanzenorgans in verschiedener Weise gestaltend wirkt, so werden wir auch annehmen dürfen, dass die in den Blättern erzeugten organbildenden Stoffe, indem sie in die jüngsten Organanlagen am Vegetationspunkt einwandern, daselbst als Bildungsreize wirken und dass die Qualität der Organe wesentlich durch diese Reizmittel bestimmt wird“, so lautet seine Schlussfolgerung, die also mit der von Beyerinck vollständig übereinstimmt. Da wir oben gesehen haben, dass Wurzeln in der That durch einen bestimmten Stoff erzeugt werden können, so ist man einfach gezwungen die Sachs'sche Theorie in ihren allgemeinen Zügen als ziemlich gesichertes Gut der Wissenschaft zu betrachten. Vollkommen gesichert ist sie freilich trotz alledem noch nicht, denn wir erfahren aus den von den Gallentieren angestellten Experimenten nur, dass die

Auslösung von Organbildung durch bestimmte Stoffe bewirkt werden kann, nicht aber, dass sie auf demselben Wege innerhalb des Organismus zu Stande kommen muss, um dies noch einmal besonders zu betonen. Immerhin, meine ich, haben wir schon sehr viel durch die Erkenntnis gewonnen, dass die Organbildung in einigen Fällen in der That durch spezifische Stoffe ausgelöst wird. Die Sachs'sche Theorie ist nämlich in diesen Fällen einfach bewiesen, und es handelt sich bei künftigen Untersuchungen nur darum, ob sie in der Ontogenese eine allgemeine Gültigkeit besitzt.

Nachdem wir so die Berechtigung der Theorie der organbildenden Stoffe anerkannt haben, müssen wir jedoch noch einmal besonders darauf hinweisen, dass wir sie nur in ihren allgemeinen Zügen — wie bereits oben angedeutet — billigen können. Einmal lassen uns nämlich die speziellen Erklärungen von Sachs, welche derselbe z. B. für die metamorphogenen Reizwirkungen¹⁾ für die Entstehung von Blumenblättern an Stelle von Staubgefäßen etc. gibt, z. Z. noch unbefriedigt, und sodann ist zuzugeben, dass wir über die Natur und die Wirkungsweise der organbildenden Stoffe noch herzlich wenig wissen. Aus den Experimenten der Gallentiere geht zwar hervor, dass die organogenen Stoffe als Reize wirken und wahrscheinlich fermentartige Substanzen sind, und sodann hat es den Anschein, als ob man diese letzteren im Chromatin der Zellkerne — wie Sachs [57] bereits vor 13 Jahren richtig erkannt hat²⁾ — zu suchen hat, aber auch dieses sind ja nur — wenn auch sehr wichtige — allgemeine Daten; die spezielle Erforschung der Natur und Wirkungsweise der organbildenden oder besser morphogenen Stoffe bleibt also der Zukunft überlassen.

Nur auf einen Punkt von allgemeiner Wichtigkeit wollen wir hier noch aufmerksam machen, es ist dies nämlich die Frage, welche causale Wertigkeit den morphogenen Reizen der Sachs'schen organbildenden Stoffe zukommt d. h. ob sie reine Auslösungsreize s. str. sind, also nur das „Ventil öffnen“, ob sie den sogen. Umschaltungsreizen entsprechen oder ob sie direkt die Gestaltungsmaschinerie und somit die Natur des Endeffektes beeinflussen d. h. zu den „strukturellen“ Reizen zu rechnen sind. Es ist möglich, dass die organbildenden Stoffe auf alle drei Weisen wirken können; sollen dieselben aber einen direkten Einfluss auf die Qualität der Organbildung ausüben, so müssen sie die Gestaltungsmechanismen selbst affizieren. Stellen wir uns diese Mechanismen als bestimmt geregelte chemische Prozesse vor, so be-

1) Die verschiedenen Metamorphosen in den Blüten ließen sich nach Sachs [62] so auffassen, dass „in der mikroskopisch kleinen jungen Blütenknospe einige Merkmale organbildender Substanz einen unrichtigen Weg genommen oder zu spät oder zu früh eingewandert sind u. s. w.“.

2) Dass das Chromatin der Träger der Vererbung ist, wurde von Sachs bereits 1882 [57 S. 713 ff.] klar und deutlich ausgesprochen.

Prozess neue Verbindungen einfügen, welche selbstverständlich dann den Endeffekt zum Teil mit beeinflussen.

(Schluss folgt.)

Zur Entwicklung der Salpen.

Von Prof. A. Korotneff aus Villa - Franca.

Die neuerdings veröffentlichten Beobachtungen von Prof. Heider¹⁾ über die Entwicklung der Salpen geben mir Anlass einige Postulate über denselben Gegenstand zu publizieren, obschon meine eigenen Untersuchungen in mehreren Hinsichten noch unvollständig erscheinen.

Unter anderen Fragen ist die Kiemenentwicklung von Heider ungenügend erklärt worden; dieser Frage etwas neues zu geben, werde ich jetzt versuchen.

Seit Leuckart ist es bekannt, dass die Cloaken- und Pharynxhöhlen unabhängig im Salpenkörper entstehen und von einander mittels eines queren Septums abgetrennt sind. Nach Heider und teilweise nach Salensky entstehen auf diesem Septum besondere Wulste (Kiemenwulste) und bald nach dem erscheint dieses Septum in seinen seitlichen Partien durchbrochen; in dieser Weise entstehen zwei seitliche Öffnungen, zwei große Kiemenspalten, die von einander durch ein enges Band (Kiemenband) getrennt bleiben. In derselben Weise versteht die Entstehung der Kieme auch Brooks.

Nach einem anderen Typus lässt Salensky die Bildung der Kieme bei *Salpa maxima* [Nr. 31 p. 163, Taf. 17, Fig. 11a u. 13af] und bei *Salpa fusiformis* [Nr. 31, p. 354, Taf. 24, Fig. 7fsf u. 8fsf]²⁾ vor sich gehen, indem nämlich zwei seitliche Falten der entodermalen Wand der primären Darmhöhle gegeneinander wachsen, sich erreichen und mit einander verschmelzen. Eine so verschiedene Entstehung eines so eigenartigen und für alle Salpen gleichen Organes, wie die Kieme, scheint wenig wahrscheinlich zu sein und deswegen entsteht unwillkürlich der Gedanke, dass sich dabei ein Missverständnis hineingeschoben hat.

Eine Untersuchung dieses Vorganges bei *Salpa zonaria* und *punctata* hat mir diese Erscheinung unter einem ganz anderen Lichte vorgestellt und gezeigt, dass die früheren Autoren die späteren Stufen der Salpenentwicklung ungenügend untersucht haben, da das Rätsel der Kiemenentwicklung gerade in diesen liegt.

1) K. Heider, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* Cuv. (Separatabdruck aus den Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft, Bd. XVIII, 1895).

2) Salensky, Neue Untersuchungen über die Embryonen-Entwicklung der Salpen. Mitteilungen der zool. Station Neapel, 4. Bd.

Ich fand nämlich, dass in dem Septum, welches die Cloaken- und Pharynxhöhle von einander trennt, zwei ovale Oeffnungen entstehen (Fig. 1 im Querschnitte *a, a*), welche mittels eines Bandes (*b*), das Heider und andere für die definitive Kieme halten, abgetrennt sind. Diese Oeffnungen vergrößern sich und fließen endlich zusammen, in dieser Weise entsteht eine gemeinsame Oeffnung in der zwei Vorsprünge sich befinden (seitliche Abreste des Bandes *b*); es sind nach Salensky, wie gesagt, zwei Falten, die nach dem Verwachsen die eigentliche

Fig. 1.

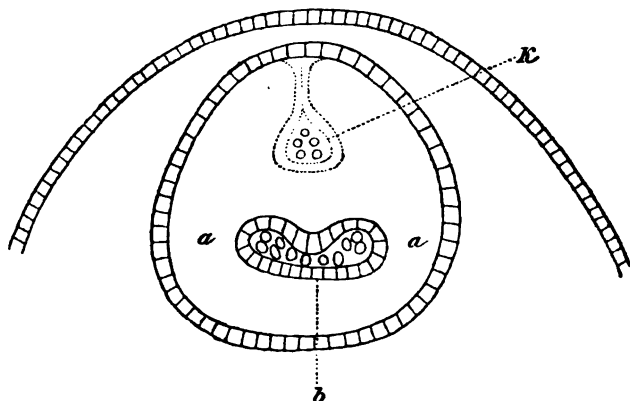


Fig. 1. *a, a* = Kiemenspalten; *b* = provisorische Kieme; *K* = definitive Kieme.

Kieme der Salpen ausbildeten. Ich fand aber, dass diese Falten sich nie wieder vergrößern noch verwachsen, sondern sie gleichen sich allmählich aus und verschwinden endlich; also das ganze Septum ohne Ueberrest geht zu Grunde. Zu der Zeit, wo die erwähnten Septalöffnungen sich noch nicht vereinigt haben, entsteht in dem Cloakalraume eine Falte, die kammartig in seine Höhle hineinragt und an seinem freien Rande eine wulstartige Verdickung besitzt (*K*) in der eine Anzahl von Mesenchymzellen eingeschlossen ist. Mit der Vergrößerung der Oeffnungen *a* und Verkleinerung der Zwischenwand *b* trennt sich der Wulst *K* von der Cloakenwand ab und bildet die definitive Kieme, die nur an seinen Endpunkten befestigt bleibt und als ein Strang die Atemhöhle durchzieht.

Die beschriebenen Vorgänge erlauben uns folgende Postulate daraus zu ziehen: 1) das beschriebene Septum, das sich zwischen der Cloake und Pharynxhöhle befindet und zwei Oeffnungen trägt, ist als wahre Kieme zu deuten und kann mit der übrigen Tunikatenkieme zu vergleichen sein; sie besitzt bei den Salpen einen periodischen Charakter; 2) die definitive Kieme der Salpen ist eine cloakale, ganz sui generis

Bildung, die gar nicht der Tunikatenkieme homologisiert sein kann und als eine physiologische Anpassung zu erklären ist¹⁾).

Die *Salpa democratica* bildet einen etwas verschiedenen Typus, der aber leicht auf die übrigen Salpen zurückzuführen ist. Es entsteht hier, wie ich es früher beschrieben habe²⁾, eine gemeinsame Höhle, die kein Septum besitzt und als Cloakal-Pharynxhöhle (Atemhöhle) zu bezeichnen ist. Die Entstehung dieser Höhle ist als ein Reduktionsprozess in der Entwicklung zu erklären. Es gibt hier also keine provisorische Kieme und die definitive strangartige Kieme entsteht direkt in derselben Weise wie bei den übrigen Salpen.

Nachtrag.

Im allgemeinen Teile einer umfangreichen Schrift³⁾ über die Entwicklung der Synasciden bietet Prof. Salensky sehr umfassende Ansichten für die Verständnisse verschiedener Organe des Tunikatenkörpers an. Seinen Ansichten, betreffend die Salpenkieme, kann ich aber nicht zustimmen. Salensky fand nämlich, dass die beiden Peribranchialsäcke der Ascidielarven mittels eines Blutsinus getrennt bleiben; dieser Sinus erscheint als ein runder Kanal, welcher dorsalwärts von der Cloakenwand, ventralwärts von der Wand des Kiemensackes begrenzt ist und an seinen Enden in die gemeinschaftliche Leibeshöhle mündet. „Genau denselben Bau, sagt Salensky, zeigt die angebliche Kieme der Salpen“. Mit diesem Satze kann ich besonders nicht einverständlich sein, da die Kieme der Salpen ein selbständiges Organ mit eigenen Wänden ist, der Blutsinus aber erscheint als ein Zwischenraum, der von verschiedenen Organen nur begrenzt ist und gar keine Wände besitzt; mit einem Worte: würden wir bei der Salpe die Eingeweide wegziehen, die Kieme würde intakt bleiben, was für den Blutsinus ganz unmöglich ist.

Zur Kenntnis der Biologie gewisser Vorticellen.

Von Dr. Lindner,

Generalarzt a. D.

Bei einer im Sommer 1884 in Cassel und Umgegend herrschenden Typhus-Epidemie wurde meine Aufmerksamkeit zum ersten mal auf

1) Es fragt sich, ob die sonderbare Kiemenform der Tunikaten nicht in nächster Beziehung zu ihrer abwechselnden Herzbewegung steht. Bei dieser bleibt das Blut längere Zeit in der Kieme stehen, da sein Strom zwei Mal die Kieme durchläuft (hin und zurück) und eine vollständige Oxydation hervorruft.

2) Korotneff, Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*). Zeitschr. f. wiss. Zool., LIX. Bd., 1. Heft.

3) W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synasciden. 3. Allgem. Teil, p. 587. Mitt. d. zool. Stat. zu Neapel, 11. Bd., 4. Heft, 1895.

einem sehr verdächtigen Brunnenwasser, dessen Genuss bei zwei Fabrikarbeitern eine schwere typhöse Infektion veranlasst hatte, massenhaft vorhanden. Diese Protozoën traten indessen nicht sofort bei der mikroskopischen Untersuchung des betreffenden Trinkwassers lebend zu Tage, sondern erst nach mehrtägigem Stehenlassen desselben und ihre Entwicklung wurde durch Zusatz von etwas frischer Fleischbrühe zum Wasser wesentlich befördert.

Bei den zahllosen mit jenen Vorticellen seit jener Zeit vorgenommenen künstlichen Züchtungsversuchen hat sich ergeben, dass sie vorzugsweise in tierisches Eiweiß enthaltenden Nährflüssigkeiten, in Fleischbrühe, Milch, Blutserum, Lymphe, Schleimhautsekreten u. s. w. gedeihen und dass sie sich namentlich gern von allerhand Spaltpilzen nähren. Bei weiteren Nachforschungen nach ihren Brutstätten fand sich, dass die lebenden Formen in der freien Natur ziemlich selten, unter anderen in Schmutzwässern, die mit organischen Zersetzungstoffen gesättigt sind, z. B. in Exkremente¹⁾ führenden Sielen, in bluthaltigen Abfallwässern von Schlachthäusern etc. zu finden sind. Gewöhnlich findet man sie hier in Gesellschaft von gewissen Cerecomaden, welche auch bei künstlicher Züchtung der Vorticellen der vollständigen Entwicklung dieser Protozoën voranzugehen pflegen. Um so häufiger findet man die in Rede stehenden stiellosen Vorticellen in eingekapselter Form und zwar nicht allein im Freien auf allerhand Pflanzen, besonders in den auf Bäumen oder Steinen wachsenden Flechtenpflanzen und auf verschiedenen Moosarten, sehr oft auch im Regenwasser und bei mäßiger Winterkälte im Schnee etc. sondern auch auf und in dem Körper verschiedener Tiere, sowie des Menschen¹⁾.

Aus dieser Beobachtung, sowie aus anderen bei den mit gestielten Vorticellen vorgenommenen Züchtungsversuchen gemachten Wahrnehmungen ließ sich schließen, dass jene wegen ihrer schlauchförmigen Gestalt von mir „Askoidien“ benannten Vorticellen eine sekundäre Bildungsform darstellen, welche von der allenthalben auf der bewohnten Erde verbreiteten, meist in Schmutzwässern lebenden *vorticella microstoma* abstammt.

In den Nummer 5 der deutschen Medizinal-Zeitung vom Jahre 1896 von mir veröffentlichten „Beiträgen zur Kenntnis parasitischer Vorticellen“ habe ich auf die mutmaßlichen Bedingungen hingewiesen, unter denen die Metamorphose der gestielten Vorticelle in die stiellose Form zu erfolgen pflegt und dieser Vorgang ist durch Zeichnungen daselbst veranschaulicht. In demselben Artikel, sowie in früheren

1) Unter anderen fand ich ihre lebens- und entwicklungsfähigen Cysten in Schleimhautsekreten bei Nasen- und Luftröhren-Catarrhen, sowie bei catharrhischen Diarrhöen, ferner bei Influenzkranken im Auswurf, in den Dejectionen von Typhuskranken, in den Schörfchen und dem Bläscheninhalt bei Kopfhaut-ekzem, mehrmals auch im Fäkalinhalt von Schweinen u. s. w.

Arbeiten über dieses Thema: (cf. d. Med. Ztg. 1892 Nr. 30 bis 32, 1893 Nr. 82, 83, 1894 Nr. 58, Naturwissensch. Zeitschrift 1894 Nr. 39, Monatshefte für prakt. Dermatologie Bd. XVI, Heft 1) habe ich mitgeteilt, dass die Askoidien hauptsächlich durch Kopulation, oder durch Begattung zwischen Männchen und Weibchen sich fortpflanzen und dass ihre Vermehrung verhältnismäßig rasch durch die mehr oder weniger zahlreichen kleinen Teilsprößlinge des befruchteten Nucleus erfolgt. Diese Sprößlinge erscheinen in Form von kleinen, runden, lichtbrechenden meist ruhenden, selten beweglichen Körperchen, welche kaum die Größe der Blutkugeln haben. Aus ihnen entwickeln sich dann nach meinen Beobachtungen bei geeigneten Ernährungsverhältnissen die großen Muttervorticellen. Ob zwischen letzteren und jenen kleinsten runden Körperchen noch besondere — flagellatenartige — Uebergangsformen bestehen, was sich aus der Regelmäßigkeit, mit welcher gewisse Cercomonaden der vollendeten Ausbildung meiner Askoidien vorausgehen, folgern lässt, sei dahin gestellt.

Da nun jene stiellosen Vorticellen, wie ich durch geeignete Züchtungsversuche nachgewiesen habe, eine ganz hervorragende Befähigung zum parasitischen Leben besitzen, indem sie vorzugsweise von tierischen Eiweiss sich nähren und durch ihre Lebensthätigkeit zersetzend auf dasselbe wirken, so dürfen diese Protozoen in hygienischer Beziehung nicht immer als indifferente Lebewesen angesehen werden, weil sie auch in encystirter Form durch die in ihrem Nucleus befindlichen lebens- und entwicklungsfähigen Sprösslinge eine die Gesundheit ihres Wirtes schädigende parasitische Reizwirkung üben können. In der Mehrzahl der Fälle lässt sich zwar annehmen, dass die an sich harmlosen Vorticellen, wenn sie in den Körper eines höheren Tieres mittelst des Trinkwassers, oder der Nahrungsmittel, oder durch Einathmen ihrer Cysten gelangt sind, teils durch den Magensaft getötet, teils durch die Reaktion der Schleimhautzellen, bezw. durch die Schleimsekretion bald wieder eliminiert werden dürften. Ob aber der tierische Organismus auch dann, wenn die in Rede stehenden Protozoen in ungewöhnlich großer Zahl in ihn eindringen, gentigenden Widerstand zu leisten im Stande sein wird, das halte ich mindestens für zweifelhaft. In diesem Falle berechtigen mich meine bei künstlicher Züchtung der Vorticellen gemachten Beobachtungen, sowie der wiederholte Befund ihrer Sprösslinge im Tierblute zu der Annahme, 1) dass die sporenartigen Keime ihres Nucleus unter begünstigenden Verhältnissen in die Blutzirkulation des Wirtes gelangen und an denjenigen Stellen seines Organismus deponiert werden können, wo sie einen für ihre weitere Entwicklung und Vermehrung günstigen Boden finden, 2) dass ein größerer Teil der eingekapselten Vorticellen dem Magensaft Widerstand leisten und demnächst im Darmschleim, oder im Darminhalt wieder aufzuleben und sich zu vermehren fähig sein werde.

Nr. 83 der Deutschen Med. Ztg. 1893 und Nr. 53 1894 habe ich über zwei Fälle berichtet, in welchen ich aus dem Venenblute verschiedener Haustiere nach Verlauf von 3 bis 6 Tagen zahlreiche lebende Vorticellen züchtete. Der erste Fall betraf das im hiesigen Schlachthause von einem frisch geschlachteten Schweine entnommene Blut; die zweite Beobachtung machte ich bei der Sektion eines Hundes, welcher etwa 14 Tage nach dem Verschlucken zahlloser Vorticellen an schwerer Unterleibs-Entzündung mit Meteorismus gefährlich erkrankt und zur Beschleunigung des unabwendbaren tödlichen Ausgangs durch Cyankalium getötet worden war. Hier fand ich bei der ersten mikroskopischen Untersuchung des aus der linken vena jugularis entnommenen Blutes zwischen den roten Blutkügelchen zahlreiche, runde, weisslich glänzende ruhende Körperchen und nach 3 bis 4 Tagen große, kräftig entwickelte, stiellose Vorticellen (Askoidien), die sich alsbald theils durch Kopulation, theils durch Begattung enorm vermehrten.

Schon vor längerer Zeit hatte ich bei meinen mit stiellosen Vorticellen gemachten Züchtungsversuchen die Wahrnehmung gemacht, dass diese Ciliaten mittelst ihres kräftig entwickelten hinteren Wimperkranzes auch in breiigen Medien sich ziemlich gut fortbewegen und dass sie sogar zwischen den Muskelfasern eines vor kurzem geschlachteten Schweines, wenn man einen Tropfen vorticellenhaltigen Wassers in einen am Kopfe des Muskels gemachten tiefen Einschnitt eintrüfelt und die Ränder desselben verklebt, mehr oder weniger weit fortkriechen können. In diesem Falle findet man nach 1 bis 2 Tagen die Vorticellen nicht mehr an der Stelle der Inzision, sondern in geringerer, oder größerer Entfernung davon theils vereinzelt, theils gruppenweise, theils in, theils zwischen den Muskelfasern. In solchen Gruppen finden sich stets mehr oder weniger zahlreiche Vorticellen dicht an einander gelagert, oder zwischen einander geschoben und sie erscheinen zufolge des Einquetschens im Muskelschlauche, bezw. zwischen den Muskelfasern in Form von nierenförmigen Körperchen, so dass sie mit den bisher sogenannten Psorospermien, oder Sarcosporidien große Aehnlichkeit haben.

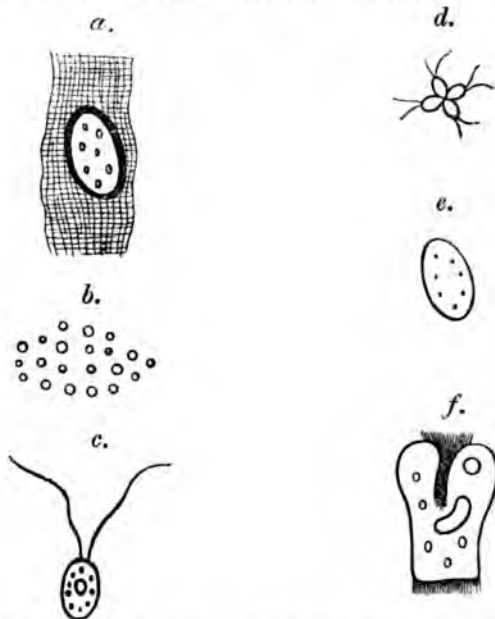
Diese Beobachtung veranlaßte mich in neuerer Zeit, den bei verschiedenen Tieren und besonders im Muskelfleische der Schweine häufig vorkommenden Miescher'schen Schläuchen oder Rainey'schen Körperchen meine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Ueber die Resultate der ersten Kulturversuche, welche ich im Herbst vor. J. mit Fleischproben von frisch geschlachteten Schweinen vornahm, in deren Muskelfasern bei mikroskopischer Prüfung zahlreiche Miescher'sche Schläuche nachweisbar waren, habe ich bereits in Nr. 5 der D. Mediz. Ztg. 1895 Bericht erstattet. Bei der zwei mal kurz nach einander vorgenommenen Züchtung der betreffenden Fleischpar-

tikel kamen bei dem ersten an frischem Fleische vorgenommenen Versuche nach 2 Tagen zahllose kleine runde, teils ruhende, teils lebhaft bewegliche, monadenartige Körperchen und nach 4 bis 5 Tagen auch einige große ovale Zellen, welche sich durch ihre doppelte Contour und ihr körniges Parenchym als Vorticellencysten erwiesen, zum Vorschein. Letztere zerfielen jedoch im Laufe der nächsten Tage ohne vorher wieder aufzuleben, während neben jenen kleinen runden Monaden, die sich enorm vermehrten, noch zahlreiche größere längliche mit 2 Geißeln ausgestatte Cercomonaden zur Entwicklung kamen. — Bei dem zweiten, fünf Tage später mit denselben Fleischproben, welche bereits starken Fäulnisgeruch zeigten, vorgenommenen Versuch kamen ebenfalls zuerst kleine, lebende, runde Monaden und nach 4 bis 6 Tagen große kräftige und rasch sich vermehrende Vorticellen zum Vorschein.

Während des vorigen Winters habe ich derartige Untersuchungen des Schweinefleisches nicht wiederholt, weil jene Mikroorganismen in der kalten Jahreszeit bekanntlich seltener zur Beobachtung kommen. Erst im Monat Juni d. J. wurden mir wieder auf Wunsch von einem Fleischbeschauer im hiesigen Schlachthause mehrere zur Untersuchung auf Trichinen vom Schweine entnommenen Fleischstückchen: (sie stammten von Zwerchfell-, Bauch-, Lenden-, Zwischenrippen-, Kiefer- und Kehlkopfmuskeln) zugeschickt, welche mit Miescher'schen Schläuchen und Rainey'schen Körperchen in großer Zahl durchsetzt waren.

Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich fast an sämtlichen Muskelproben mehr oder weniger zahlreiche, ziemlich große, vereinzelte, ovale, doppelt contourierte körnige Cysten (*a*) in oder zwischen den Muskelfasern und außerdem meist innerhalb der Muskelschläuche viele spindelförmige, mit nierenförmigen Körperchen gefüllte Ausbuchtungen der quergestreiften Muskelfasern. (S. Fig. S. 838.) Nach Uebertragung der diese Fremdkörperchen enthaltenden Fleischpartikel in mit verdünnter Fleischbrühe gefüllte reine Gläser bildete sich zunächst auf der Oberfläche der Flüssigkeit nach 30 bis 48 Stunden eine allmählig sich verdichtende Kahlhaut, in welcher mitten zwischen lebhaft beweglichen Bazillen Myriaden von jenen kleinen, runden, hellglänzenden, ruhenden Körperchen (*b*) erschienen, die ich für die ersten Entwicklungsstufen der stiellosen Vorticellen halte. Nach 3 bis 4 Tagen kamen — wie gewöhnlich bei der Züchtung encystirter Askidien — mit zwei Geißeln versehene Cercomonaden, teils vereinzt, (*c*) teils zu 4 bis 8 oder mehr Gliedern vereint, als Uvellen (*polytoma*) (*d*) zur Entwicklung. Nach 6 Tagen zeigten sich einzelne große ruhende Vorticellen in Cystenform ohne deutlichen körnigen Inhalt (*e*) und nach 8 bis 9 Tagen kräftig entwickelte, lebende Vorticellen, (*f*) welche sich alsbald massenhaft in der ihnen eigentümlichen Weise vermehrten. —



Miescher'sche Schläuche oder Rainey'sche Körperchen nebst den bei Züchtung in Fleischbrühe etc. aus ihnen sich entwickelnden niedersten Tierformen:

a) Rainey'sches Körperchen in bezw. zwischen den Muskelfasern.

b) Niederste Entwicklungsstufen der stiellosen Vorticellen.

c) und d) Cercomonadenformen, wie sie in der Regel als Vorläufer der in der Ausbildung begriffenen Vorticellen zu Tage treten; wahrscheinlich sind dies Uebergangsformen.

e) Ruhende Vorticellenlarve (mit feiner Cuticula).

f) Vollständig entwickelte lebende Vorticelle.

schon nach fünf Tagen eine starke faulige Zersetzung zeigte, obschon ich sie in einer sterilisirten Blechbüchse an kühlem Orte aufgehoben hatte. In der die Oberfläche der Muskelfäden überziehenden, stinkenden, dickflüssigen Schmiere fand ich bei mikroskopischer Untersuchung neben zahllosen kleinsten runden Körperchen noch viele frisch aussehende ovale Vorticellencysten und bei Züchtung dieses faulenden Fleischsaftes in verdünnter Fleischbrühe traten schon nach 36 bis 48 Stunden vollständig ausgebildete lebende Askoidien gleichzeitig mit Cercomonaden und mit Myriaden von lebhaft sich bewegenden Vibrionen zu Tage.

Die mit normalem Schweinefleisch in frischem sowohl, als in faulendem Zustande vorgenommenen kontrollirenden Kulturversuche haben bisher hinsichtlich des Gehaltes an Protozoën ein durchaus negatives Resultat ergeben.

Aus den hier mitgetheilten Ergebnissen der zu verschiedenen Zeiten vorgenommenen Experimente mit dem von Miescher'schen Schläuchen etc. durchsetzten Schweinefleisch geht zweifellos hervor, dass der Inhalt dieser räthselhaften Mikroorganismen aus in und zwischen die Muskelfasern eingewanderten stiellosen Vorticellen in ihren verschiedenen Entwicklungsphasen bestehen muss. Wahrscheinlich bildet der Muskelsaft als Lockspeise einen Hauptanziehungspunkt für diese Protozoën.

Auf welchem Wege ihre Einwanderung in das Muskelfleisch erfolgt, ob durch die Uebertragung mittelst der Blutzirkulation, oder durch aktive Auswanderung vom Darmkanal aus, das wird sich nur durch Fütterungsversuche von Tieren mit vorticellenhaltiger Nährflüssigkeit nachweisen lassen.

Die aus dem Rainey'sche Körperchen enthaltenden Schweinefleisch bei Züchtungsversuchen entwickelten stiellosen Vorticellen besitzen ganz dieselben biologischen Merkmale, wie jene Ciliaten, die ich zuerst im Sommer 1884 aus unreinem Brunnenwasser und seit dieser Zeit aus den verschiedenartigsten Nährsubstraten in der freien Natur sowohl, als im Tierkörper gezüchtet habe. Besonders zeichnen sie sich durch die große Widerstandsfähigkeit ihrer Kapseln gegen Fäulnis, sowie gegen das Austrocknen ihres Nährbodens aus.

Kurze Zeit nach der Mitte Juni ds. J. gemachten Entdeckung von Vorticellensprosslingen und Cysten im Schweinefleisch reiste ich (anfangs Juli) auf vier Wochen zur Badekur nach Wiesbaden. Während dieser Zeit ließ ich meine mit Wattepfropfen verschlossenen vorticellenhaltigen Kulturgläser unberührt in einem verschlossenen Schranke stehen. Bei meiner Rückkehr fand ich in den betreffenden, durch starken Fäulnißgeruch sich bemerklich machenden Kulturflüssigkeiten kein tierisches Leben mehr, wohl aber zeigten sich in dem auf dem Boden der Gläser befindlichen schleimig flockigen Sediment zahllose kleine, glänzende, runde Körperchen und viele große ovale, körnige Vorticellencysten von frischem Aussehen. Nach Zusatz von etwas frischer Fleischbrühe zu dem Bodensatz kamen bereits nach 20 bis 24 Stunden zahlreiche lebende, gut entwickelte Vorticellen und viele Cercomonaden von der oben (c. d.) gezeichneten Form zum Vorschein.

In früheren Aufsätzen habe ich bereits erwähnt, dass man die in Rede stehenden Vorticellen mehrere Monate hindurch sowohl in flüssigen Medien, wie auf trocknen Holzstäbchen lebensfähig erhalten kann; bis zur Wiederbelebung derselben in geeigneten Nährflüssigkeiten vergehen aber dann gewöhnlich 8 bis 14 Tage und darüber, je nach der Dauer der Aufbewahrung und der zur Zeit des vorgenommenen Experimentes sich äußernden Lebensenergie der betreffenden Ciliaten.

Nach Abschluss dieses Aufsatzes habe ich während des Monats Oktober er. noch zweimal Gelegenheit gehabt, aus dem hiesigen Schlachthause erhaltene Proben von Schweinefleisch auf das Wesen der darin befindlichen Miescher'schen Schläuche zu untersuchen.

Die ersten am 1. 10. empfangenen Fleischstücke waren mit Rainey'schen Körperchen besonders stark durchsetzt; letztre lagen theils einzeln, theils in langen perlschnurartig an einander gereihten Gruppen innerhalb der Muskelschläuche, theils fanden sich große, 80 bis 100 Cysten und darüber enthaltende wabenartig geformte Gruppen im interstitiellen Bindegewebe der Muskeln. Die betreffenden Vorticellen waren aber wahrscheinlich schon vor längerer Zeit in die Muskelfasern eingewandert und darin allmählig abgestorben; sie erschienen deshalb bei den damit vorgenommenen Kulturversuchen zerfallen und nicht mehr lebensfähig.

Aus den am 15. 10. erhaltenen Fleischproben, unter denen sich auch ein mit Miescher'schen Schläuchen stark durchsetztes Stück vom Herzmuskel befand, kamen bei Züchtung der betreffenden fein zerzupften Fleischfasern zum Theil schon nach ein bis zwei Tagen viele kräftig entwickelte, lebende Vorticellen zum Vorschein. —

Dem Trichinen-Beschauer, Herrn Apotheker Sprüngerts hierselbst, statue ich an dieser Stelle verbindlichen Dank für die Bereitwilligkeit ab, mit welcher er meinen Wunsch erfüllt hat, mir ab und zu mit Rainey'schen Körperchen vollgestopfte Fleischtheile zur näheren Prüfung zukommen zu lassen.

Karl v. Zittel, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie).

Mit 2048 Abbildungen. München und Leipzig, Druck und Verlag von Oldenbourg 1895. Preis gebunden 25 Mk.

Die Paläontologie nimmt in der Gesamtheit der Naturwissenschaften bekanntlich eine eigenartige Stellung ein, welche durch ihre historische Entwicklung bedingt ist. Aus der Geologie hervorgegangen, diente sie ursprünglich lediglich den Interessen dieser Wissenschaft, gewann aber weiterhin durch die Fülle des Thatachenmaterials, das sie zu Tage förderte, einen stetig wachsenden Einfluß auf die Lösung biologischer Probleme. Wenn auch die überkommene Vertretung der Paläontologie durch den Geologen noch heutigen Tags allgemein in Geltung ist, so lässt, sich doch nicht verkennen, dass in den beiden letzten Dezennien eine merkliche Annäherung der Paläontologie an die Biologie sich vollzogen hat.

Unter dem befruchtenden Einflusse der Descendenztheorie musste naturgemäß die Kenntniss der vorweltlichen Tier- und Pflanzenarten ein erhöhtes Interesse und die Feststellung ihrer geologischen Auf-

einanderfolge eine hervorragende Bedeutung für die stammesgeschichtliche Entwicklung der Organismenwelt erhalten. Dem Arbeitsgebiete des Geologen liegt die Paläontologie als selbständige Wissenschaft ferne, sie ist ihm nur eine, wenn auch unentbehrliche Hilfsdisziplin; dem Biologen dagegen liefert sie für die Beantwortung der verschiedensten Fragen wertvolle Beiträge, welchen nicht länger mehr die gebührende Würdigung vorenthalten werden darf.

Aus dem Zusammenhange mit der Geologie, deren Bedeutung als unerläßliche Hilfsdisziplin für die Paläontologie auch in Zukunft bestehen bleiben wird, mehr und mehr sich lösend, gestaltet sich diese Wissenschaft in demselben Maße zu einer selbständigen Disziplin um, welcher der richtige Platz im Verbande der biologischen Wissenschaften anzuweisen ist. Mit Recht hat schon Jäkel auf der Zoologenversammlung in Göttingen 1893 darauf hingewiesen¹⁾, „dass der Hauptwert der Fossilien in ihnen selbst liegen muss, als Dokumenten der Entwicklung der Tierwelt, und dass ihre praktische Verwertung seitens der Geologie nur eine nebensächliche ist, welche mit ihrem inneren Wesen nichts zu thun hat“. Und ferner: „Das, was ein allseitig gebildeter Geologe von Paläontologie braucht, ist nur ein unwesentlicher Teil dieser Wissenschaft; es ist die Kenntnis einer Anzahl von Formen und deren vertikaler und horizontaler Verbreitung. Die physiologische und entwicklungsgeschichtliche Beurteilung eines fossilen Organismus, und das ist doch das eigentliche Verstehen desselben, hat mit dem Bau der Erde nichts zu thun. Diese Aufgaben fallen lediglich in das Gebiet zoologischer, bezw. botanischer Forschungen“. Es kann in der That keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass, wenn anders die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Organismen in zuverlässiger Weise klargelegt werden sollen, die fossilen und recenten Lebewesen unter einem Gesichtspunkt betrachtet werden müssen.

Schon die bisherigen Beziehungen zwischen Paläontologie und Zoologie — und um diesen Zweig der Biologie handelt es sich in erster Linie, weil die moderne Paläontologie vornehmlich eine Paläozoologie repräsentiert — haben sich für beide Wissensgebiete fruchtbringend erwiesen. Aber noch mehr, als dies bis jetzt geschehen ist, muss die Paläontologie den Charakter einer biologischen Disziplin annehmen, wenn sie ihrer höchsten Aufgabe gerecht werden will, die Geschichte des Lebens auf unserer Erde zu schreiben: Sie muss selbst ein Stück Zoologie (resp. Phytologie) werden. Bekanntlich stehen die embryonale Entwicklung (Ontogenie) und die Stammesentwicklung der Organismen in einem bedeutungsvollen Zusammenhang, dem

1) Vgl.: Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft . . . zu Göttingen etc. Leipzig, Verlag von Wilb. Engelmann, 1894, pag. 76 u. ff.

Haeckel in seinem biogenetischen Grundgesetz präzisen Ausdruck gegeben hat. Nur durch sorgfältige und gleichmäßige Berücksichtigung beider Forschungsgebiete kann daher eine befriedigende Einsicht in die Geschichte der Tier und Pflanzenwelt erzielt werden. Ein solches Zusammenwirken von Paläontologie und Embryologie ist um so dringender notwendig, als beiden Erkenntnisquellen durch die Natur ihres Untersuchungsmaterials Schranken gesetzt sind, die niemals beseitigt werden können. Dieser Mangel trifft freilich die Paläontologie weit mehr als die Ontogenie, aber dieses Missverhältnis gleicht sich wieder dadurch aus, dass die Embryonalentwicklung nur in unvollkommenem Maße den Gang der Phylogenese wiederholt und zudem fast überall Eigentümlichkeiten aufweist, welche nach Haeckel's Ausdrucksweise känogenetischer Art sind.

So bedarf es sowol für die Paläontologie als auch für die Biologie der innigsten wechselseitigen Durchdringung und Befruchtung nach der Seite des Tatsächlichen wie in Betreff der allgemeinen theoretischen Vorstellungen. Daraus erwächst naturgemäß für den Biologen die Pflicht, von den Ergebnissen nicht bloß, sondern auch von den Theorien und Methoden der Paläontologie gewissenhafte Kenntnisse zu nehmen und nicht, wie es dormalen noch vielfach geschieht, die paläontologische Forschung nur nebenher in Betracht zu ziehen oder gar ganz bei Seite liegen zu lassen.

Vom Standpunkte der skizzierten Auffassung von dem biologischen Charakter der Paläontologie und ihrem darauf begründeten Zusammenhang mit der Biologie kann selbstredend der Versuch, für die Erstere eine besondere Ausnahmestellung, etwa zwischen den physikalisch-chemischen und den biologischen Wissenschaften zu statuieren, als ein glücklicher nicht bezeichnet werden. Derartiges ist von einem hervorragenden Paläontologen, Koken, in einer sonst vortrefflichen Darstellung der geologischen Entwicklung des Tier- und Pflanzenreiches, die vor etwas mehr als Jahresfrist erschienen ist, unternommen worden¹⁾. Der Gegenstand ist zu wichtig und für die Verständigung über die Stellung der Paläontologie zur Biologie zu bedeutungsvoll, um mit Stillschweigen übergangen werden zu können.

Koken äußert sich am Schlusse seines Werkes folgendermassen: „Die Paläontologie soll sich aber bewusst bleiben, dass ihre Resultate gewonnen sein müssen durch Beobachtung an den Resten der Vorwelt bei strengster Beachtung des geologischen Alters. Die vermeintlichen Gesetze der Ontogenie und Biologie dürfen niemand beeinflussen, von diesem Pfade abzuschweifen und in Verallgemeinerungen sein Glück zu suchen, welche nur zur Hälfte geistiges Eigentum sind und

1) Vgl.: E. Koken, Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. Leipzig, T. O. Weigel Nachfolger, 1893, p. 636.

den Prägestempel der biologischen Wissenschaften tragen. Es wird nichts dadurch gefördert, dass wir ihre Gedanken zu illustrieren suchen; wo aber die Resultate unserer und ihrer Arbeit zur Deckung kommen, während beide selbständig von verschiedenen Ausgangspunkten sich dem Ziele zubewegt haben, da ist durch Rechnung und Gegenrechnung das Facit gesichert. Nicht ein einziges der an lebendem Materiale, bei der Zergliederung von Tieren und Pflanzen abgelesenen sogen. Gesetze der Entwicklungsgeschichte ist vor dem Vorwurfe des Circulus vitiosus gesichert. Die Biologie bannt die Erkenntnis in das räumliche Element der Ebene, weil sie sich nicht über die Gegenwart zu erheben vermag, und erst die Paläontologie eröffnet die richtige Perspektive in die Vergangenheit.“

Von der Geringschätzung, mit welcher Koken von den Gesetzen der Ontogenie und Biologie, welche mit den Epitheta „vermeintlich“ und „sogen.“ geschmückt werden, spricht, kann abgesehen werden, denn dieselbe ist thatsächlich genau so unbegründet, wie sie von dem Autor geäußert ist. Es sind in der Hauptsache zwei Aufstellungen, welche einer kurzen Prüfung bedürfen: Erstlich plaidirt Koken dafür, daß die Paläontologie unabhängig von der Biologie und streng gesondert von dieser an die Lösung ihrer Probleme herantreten solle, und zweitens ist dieser Forscher der Ansicht, dass die Biologie an die Gegenwart gebunden sei, und daher eine historische Auffassung nicht gestatte, welche vielmehr erst die Paläontologie und diese allein vermittele.

Wenn man hinsichtlich des ersten Punktes die Aufgabe der Paläontologie, wie dies auch Koken thut, darin erblickt, „die Geschichte der lebenden Schöpfung zu schreiben“, so wird man nicht umhin können, konsequenter Weise dem folgenden¹⁾ Satze Jäkels zuzustimmen: „Der Schnitt muss unbedingt so gezogen werden, dass die Lehre vom Bau und der Entwicklung der Erde mit den Wissenschaften verschmolzen wird, welche sich das Studium der leblosen Stoffe und Kräfte zur Aufgabe gestellt haben; die Lehre aber vom Bau und der Entwicklung ihrer Bewohner bildet ein untrennbares Ganzes, welches man als Ontologie bezeichnen kann. Paläontologie und Neontologie sind keine natürlichen Teile derselben, wohl aber Zoologie und Botanik“. Das einheitliche und gleichartige Substrat, die Organismenwelt, erheischt notwendig auch eine einheitliche Beurteilung, zumal die heutige recente Fauna und Flora ein gesetzmäßiges Produkt der vorausgegangenen Lebensentwicklung darstellt, mithin ein ursächlicher Zusammenhang die Organismen untereinander verbindet. Dass Biologie und Paläontologie neben einander und ohne wechselseitige Durchdringung ihre eigenen Wege gehen, gewissermassen verschiedene Sprachen sprechen und nur dort zur Berührung kommen sollen, wo die beiderseitigen

1) L. c. p. 80.

Ergebnisse „zur Deckung kommen“, würde daher in keiner Weise der Natur des Gegenstandes entsprechen und dem Fortschritt der aus dem harmonischen Zusammenwirken beider Wissenschaften resultierenden Erkenntnis nur hemmend in den Weg treten. Man braucht sich übrigens das Verhältnis, welches Koken zwischen Biologie und Paläontologie statuiert wissen will, bloß auf andere Disziplinen, die einander nicht wesentlich näher wie jene stehen, übertragen zu denken, z. B. auf die vergleichende Anatomie und die vergleichende Entwicklungsgeschichte, um alsbald zu erkennen, welche nachteilige Folgen für beide Teile daraus sich ergeben würden. Und wem dieses Exempel nicht stichhaltig erscheinen mag, der nehme Morphologie und Physiologie und überzeuge sich an dem jetzigen Zustande derselben, wie wenig förderlich die Einseitigkeit nach der einen wie nach der anderen Seite für die Ausbreitung unserer Einsicht in das innere Getriebe der lebendigen Natur sich erweist. Darum nicht scharfe Trennung zwischen Paläontologie und Biologie sondern möglichst nahe Berührung zu einheitlichem Zusammenwirken¹⁾.

Was den zweiten Punkt in den früher zitierten Darlegungen Koken's anlangt, so lässt sich leicht zeigen, dass die dort der Biologie auferlegte historische Unfähigkeit ganz und gar nicht zutrifft. Zunächst ist darauf hinzuweisen, dass die Grundlage unserer heutigen biologischen Naturauffassung die Descendenztheorie darstellt, eine Lehre von so ausgesprochen historischem Charakter, dass sie der ganzen modernen Biologie, zumal auf dem auch den Paläontologen näher interessierenden zoologischen Gebiete, diesen Stempel aufgedrückt hat. Schon der Begriff der Entwicklung, der im Reich des Lebendigen alles Naturerklären beherrscht und über dieses hinaus in den verschiedensten Wissensgebieten zu erfolgreicher Geltung gelangt ist, bringt Solches mit sich, weil er ein Werden bedeutet. Und dann kann erst die Vorstellung der Thatsache und des Wesens der Fortpflanzung, ohne welche überhaupt eine Ansicht vom Zusammenhange der Organismen, fossiler wie recenter, niemals hätte gestaltet werden können, die Möglichkeit gewähren, eine über die rein chronologische Aufeinanderfolge hinausgehende tiefere, weil ursächliche historische Auffassung der Entwicklung der Organismenwelt zu begründen. Das Prinzip der natürlichen Zuchtwahl, Vererbung, Variabilität und Anpassung sind allein aus den Erscheinungen der heutigen Tier- und Pflanzenwelt abgelesen worden und hätten niemals auf paläontologischem Wege ermittelt werden können. Das sind Instanzen der schwerwiegendsten Art, übrigens, wie ohne Weiteres einzusehen ist, nicht nur gegen die Ansicht, dass

1) Vergl. die soeben erschienene Rede v. Zittel's: Die Paläontologie und das biogenetische Grundgesetz. In: *Aula*, Wochenblatt für die akad. Welt, I. Jahrg. Nr. 13, pag. 385 ff. (Nachträglicher Zusatz).

die Biologie einer historischen Betrachtungsweise unfähig sei, sondern auch wider den von Koken für die Paläontologie geforderten Isolierschemel. Thatsächlich hat indess diese Wissenschaft von jeher Ergebnisse der Biologie als unerlässliche Voraussetzungen für ihre eigenen Erklärungen anerkannt und gewiss nur zu ihrem Vorteil. Es muss daher als eine Ueberhebung bezeichnet werden, der Paläontologie allein „die richtige Perspektive in die Vergangenheit“ zuzusprechen; in Wahrheit ist diese Wissenschaft nur einer der Faktoren, welche für die von der Biologie begründete historische Auffassung der Organismenwelt, um „die richtige Perspektive in die Vergangenheit“ zu gewinnen, in Betracht kommen.

Kehren wir zu dem Ausgangspunkte unserer Erörterungen, der Ansicht, die wir vom Wesen der Paläontologie und ihrer Bedeutung für die biologische Forschung vertraten, zurück, so folgt aus derselben von selbst, dass eine gründliche, sachgemäße und auf der Höhe des heutigen Standes der paläontologischen Erkenntnis sich bewegende, zusammenfassende Darstellung des Wissenswerten auf diesem Gebiete auch für den Biologen lebhaftes Interesse beanspruchen muss. Kein Geringerer als der Altmeister der deutschen Paläontologen, v. Zittel, ist nun soeben mit einem derartigen Werke hervorgetreten, welches der Beachtung der Zoologen angelegentlichst empfohlen zu werden verdient. Schon vor Jahren hatte bekanntlich v. Zittel in Gemeinschaft mit einigen Fachgenossen ein umfassend angelegtes „Handbuch“ der gesamten Paläontologie (Paläozoologie und Paläophytologie) zu veröffentlichen begonnen, welches erst vor Kurzem mit dem fünften Bande zum Abschlusse gelangt ist. Dieses monumentale Werk hat zum ersten Male das gesamte paläontologische Wissen zusammengefasst, ist aber einerseits für die gewöhnlichen Bedürfnisse zu umfangreich, andererseits durch die raschen Fortschritte der Versteinerungskunde während seiner Erscheinungszeit in seinen älteren Teilen bereits überholt. Dem nunmehr unter dem Titel „Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)“ publizierten kürzeren Kompendium sind natürlich die eingehenden Studien, welche die Abfassung des Handbuches erforderte, zu Gute gekommen, und es bietet den weiteren Vorzug, dass es von einer Hand und in einem Gusse gestaltet werden konnte. Auf nahezu 1000 Seiten giebt v. Zittel eine klare und gut lesbare Darstellung seines Gegenstandes, dessen Verständnis noch durch die ungewöhnlich große Anzahl von mehr als 2000 Abbildungen, die meist dem Handbuch entlehnt, zum geringen Teil neu, durchweg aber vortrefflich sind, noch wesentlich erhöht wird. Ueberall ist aus dem reichen Schatze der paläontologischen Thatsachen das Wissenswerte mitgeteilt. Durchaus auf dem Boden der Descendenztheorie stehend weist v. Zittel stets, wenn auch mit Rücksicht auf den Umfang des Buches nur kurz auf die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge hin

Beziehungen untereinander und zu den lebenden Formen. Die Anordnung der Fossilien folgt in der Hauptsache dem augenblicklich noch verbreitetsten zoologischen System, wie es ja überhaupt ein hervorragendes Verdienst v. Zittel's ist, die „Paläontologie unmittelbar auf zoologischer Basis durchgearbeitet und dadurch auch der Zoologie nutzbar gemacht zu haben.“ Innerhalb der einzelnen Tierstämme sind in der systematischen Gruppierung nach Möglichkeit die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der besprochenen Formen zum Ausdrucke gebracht worden. Für den Biologen bemerkenswert ist noch der Umstand, dass die Versteinerungen von v. Zittel „vorzugsweise als fossile Organismen“ betrachtet werden und dem gegenüber „ihre Bedeutung als historische Dokumente zur Altersbestimmung der Erdschichten“ in den Hintergrund tritt.

Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. In jeder Wissenschaft, und infolge der Lückenhaftigkeit und Unvollständigkeit des Materials der Paläontologie bei dieser erst recht, gibt es strittige Punkte, hinsichtlich deren dem subjektiven Ermessen des einzelnen Forschers ein größerer oder geringerer Spielraum geboten ist. Ein Vergleich der durch v. Zittel in dem in Rede stehenden Werke gegebenen Darstellung z. B. der Wirbeltiere mit derjenigen, welche vor fünf Jahren von dem Straßburger Zoologen Döderlein geliefert worden ist ¹⁾, wird dies bestätigen.

Die allgemeinen Anschauungen, welche v. Zittel vertritt, bedürfen keiner besonderen Darlegung; auch wurde schon erwähnt, dass die Grundlage derselben die moderne Entwicklungslehre bildet ²⁾. Nur hinsichtlich der Stellung v. Zittels in Bezug auf oben erörterte Fragen mögen noch, soweit das bereits Mitgeteilte darüber nicht schon Aufschluss gibt, die folgenden Sätze orientieren:

„Die Paläontologie ist . . ., soweit sie sich mit der Untersuchung und Systematik der fossilen Organismen beschäftigt, nichts anderes, als ein Teil der Zoologie, vergleichenden Anatomie und Botanik . . .“

„Für die Paläontologie haben die Resultate der embryologischen Forschung eine große Wichtigkeit erlangt. Man findet zahlreiche fossile Formen, welche verglichen mit ihren lebenden Verwandten embryonale oder doch sehr jugendliche Merkmale zur Schau tragen.“

1) Vergl.: Steinmann und Döderlein, Elemente der Paläontologie. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann, 1890.

2) Wenn v. Zittel gelegentlich der Besprechung der neueren Fortbildungsversuche der Darwin'schen Lehre Roux den „Neo-Lamarckianern“ zurechnet, so ist das freilich nicht zutreffend, da Roux dem Gedankenkreise Weismann's nahe steht (vergl. Roux's Referat „Entwicklungsmechanik“ in: Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, II. Bd., 1893, pag. 419).

Und auch pag. 4 wird die Petrefaktenkunde direkt als biologische Wissenschaft bezeichnet, die „sich nicht wesentlich von Botanik und Zoologie unterscheidet“.

In Summa bedeutet das neue Zittel'sche Werk eine wertvolle Bereicherung der biologischen Litteratur, die hoffentlich beitragen wird, Sinn und Bedeutung der Versteinerungskunde in weitere Kreise als bisher zu verbreiten.

F. v. Wagner (Straßburg i. E.).

Ueber die Möglichkeit einer biologischen Bonitierung von Fischteichen.

Von Dr. Otto Zacharias in Plön.

Die Untersuchung des Mageninhalts der verschiedensten Jungfische hat ergeben, dass die Ernährung derselben eine längere Zeit hindurch lediglich durch sehr kleine Organismen, namentlich aber durch die tierischen Bestandteile des Plankton erfolgt. Ein ungarischer Botaniker (Dr. v. Istvánffi) hat auch zahlreiche niedere Pflanzenwesen — besonders Diatomaceen — im Verdauungsstraktus von sehr kleinen Fischen vorgefunden, so dass man berechtigt ist, die limnetische Lebewelt in ihrer Gesamtheit als die Nährmutter der Fischbrut zu betrachten. Auszuschließen wäre hiervon jedoch jener starke Ueberschuss pflanzlicher Planktonbestandteile, welcher das Auftreten der sogenannten „Wasserblüten“ bewirkt. Dieser hat, soviel bis jetzt bekannt ist, keinen Einfluss auf die Fischernährung.

Spezielle Untersuchungen über den Magen- und Darminhalt einheimischer Süßwasserfische sind zuerst von W. Dröscher (Schwerin), A. Fritsch (Prag), J. Susta (Wittingau) und von mir selbst in Plön vorgenommen worden.

Auf Grund derselben kam ich dazu, den Vorschlag zu machen, dass anzukaufende oder zu pachtende Teichbecken vorher einer biologischen „Bonitierung“ unterzogen werden möchten, d. h. einer Prüfung bezüglich ihrer durchschnittlichen Jahresproduktion an Plankton¹⁾, als desjenigen Teils der in unseren Kulturgewässern enthaltenen Fischnahrung, von welchem in erster Linie das Gedeihen des Nachwuchses der verschiedenen Fischspecies abhängig ist.

Diesen Gedanken hat Dr. Emil Walter, ein junger thatkräftiger Zoolog, aufgegriffen und weiter verfolgt, um ihn für das praktische Fischereiwesen nutzbar zu machen. In dieser Absicht begab sich Walter nach Schlesien, wo ihm dank des Entgegenkommens Sr. Durchlaucht des Fürsten Hatzfeldt und des Herrn Grafen Maltzan-Militsch die Möglichkeit gegeben wurde, auf einem Teichareal von über 13 000 Morgen eingehende (vergleichende) Studien zu machen, die in der That in wissenschaftlicher sowohl wie in praktischer Hinsicht von Bedeutung zu werden versprechen.

Die bisher erhaltenen Ergebnisse hat Dr. Walter in einem Vortrage mitgeteilt, den er am 27. Febr. c. auf der Generalversammlung des Schlesischen

1) O. Zacharias, Die mikroskopische Organismenwelt des Süßwassers in ihrer Beziehung zur Ernährung der Fische. Jahresber. des Centralfischereivereins f. Schleswig-Holstein 1892/93.

Fischereivereines zu Breslau gehalten hat¹⁾. Darin ist mancherlei enthalten, was auch den Wissenschaftsmann interessieren kann. Namentlich gilt das von den Erörterungen Walters, welche den Nachweis zu erbringen suchen, dass man von der Planktonmenge auch auf den Gehalt des betreffenden Teiches an anderweitiger (größerer) Fischnahrung zu schließen berechtigt sei, weil ja die limnetischen Organismen nicht allein im lebenden, sondern auch im abgestorbenen Zustande einen erheblichen Nahrungsbestandteil der am Grunde oder in der flachen Uferzone heimischer Kleinf fauna bilden, zu welcher hauptsächlich Wassermilben, Wasserinsekten und deren Larven gehören. Dazu kommen allerdings auch noch Tiere — wie die Wassermollusken und gewisse nicht planktonische Crustaceen — die sich ausschließlich von frischen oder vermoderten Pflanzenteilen nähren. Für die in einem Teiche vorhandene Menge dieses 3. Teils der Fischnahrung gibt natürlich die ermittelte Planktonquantität keinen zuverlässigen Anhaltspunkt; man wird aber wohl nicht erheblich von der Wahrheit abirren, wenn man diesen fraglich bleibenden Teil auf ein Drittel der Gesamtnahrung veranschlagt. Es ist hierbei aber stets nur an flache meter-tiefe Wasserbecken zu denken, in denen sich eine reichliche Vegetation entwickeln kann. In größeren Seen mit steil abfallenden Uferändern überwiegt erfahrungsgemäß die planktonische Organismenwelt an Quantität alle übrigen Bestandteile der Fauna und Flora.

Für stagnierende Karpfenteiche (an denen Walter bisher ausschließlich seine Beobachtungen angestellt hat) dürfte hingegen recht wohl der Satz Gültigkeit haben, dass die Menge des darin vorhandenen tierischen Planktons direkt proportional sei der Menge der überhaupt zur Produktion gelangenden Fischnahrung.

Um diesen Satz vollkommen zu erhärten, wird es nötig sein, die Abwachsverhältnisse in verschiedenen Teichen, d. h. deren Jahresertrag an Fischfleisch, mit der durchschnittlichen Planktonproduktion derselben zu vergleichen und hiermit ist Dr. Walter gegenwärtig — in seiner Eigenschaft als Vorsteher der neubegründeten teichwirtschaftlichen Versuchsanstalt zu Trachenberg in Schlesien — beschäftigt. Es unterliegt keinem Zweifel, dass dies der Weg ist, welcher dazu führt, die neueren hydrobiologischen Forschungen für das Fischereiwesen und für die Fischzucht nutzbar zu machen. Wir werden im Fortschritt dieser Teichuntersuchungen allmählich dahin gelangen, die Gewässer nach ihrer natürlichen Fruchtbarkeit zu klassifizieren, ihre Besatzgrenze zu bestimmen und annähernd den durchschnittlichen Zuwachs für je 1 Quadratmeter Flächeninhalt zu berechnen.

In welcher Weise die Planktonquantität mit möglicher Genauigkeit in seichten Karpfenteichen bestimmt werden kann, hat Dr. E. Walter unlängst ausführlicher dargelegt und ich begnüge mich hier damit, auf die bezügliche Abhandlung zu verweisen²⁾.

1) Das betr. Heft ist auch separat erschienen. München 1895.

2) E. Walter, Eine praktisch-verwertbare Methode zur quantitativen Bestimmung des Teich-Planktons. Cf. Forschungsberichte aus der Biol. Station zu Plön, Teil III, 1895, S. 180—187.

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess

und

Dr. E. Selenka

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band.

15. Dezember 1895.

Nr. 24.

Inhalt: **Herbst**, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese (Schluss). — **Brandt**, Ueber die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meerestieren. — **Thiele**, Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren. — **Barrois**, Fauna der Gewässer Syriens. — **Fürbringer**, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane (17. Stück). — Der III. internationale Kongress für Psychologie.

Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese.

Von Curt Herbst.

(Schluss.)

Wir haben im vorstehenden nur die eine Seite der Bedeutung der pathomorphogenen Reize und besonders der Gallenbildungen für die causale Auffassung der Formenentstehung kennen gelernt; es giebt nun aber noch eine andere, welche uns über den Wert dieser Auffassungsart aufklären wird.

Ich meine hiermit die Zweckmässigkeit der Gallenorganisation für ihren Erzeuger. Man betrachte einmal eine compliziert gebaute Eichen-galle und mache sich klar, was die Einwirkung auf die Pflanze von Seiten des Gallentieres eigentlich bedeutet. Ist es im Prinzip nicht dasselbe, wie wenn wir mittels eines eingepfachten Stoffes einen Baum dazu veranlassen könnten, nicht nur für uns zu einer sicheren Wohnung auszuwachsen, sondern in ihrem Innern zugleich für die nötige Nahrung zu sorgen? Und wie müßten wir erst das Gleichnis ausführen, wenn wir an die „Deckelgallen“ und an jenen Brandpilz aus Java denken, welcher gewisse Gewebeteile seiner Wirtspflanze zu einem capillitiumähnlichen Fasergewirr umbildet, das den Schutz und das Ausstreuen seiner Sporen besorgt? Sollte es nach diesen Erörterungen nicht klar sein, daß selbst dann, wenn wir den ganzen

Bildungsprozess einer Deckelgalle vollkommen überschauen d. h. sämtliche Ursachen und Wirkungen zwischen Reizanstoss und Reiz-
erfolg kennen, immer noch die große Frage vor uns steht, warum
der ganze Mechanismus in der Weise abläuft, daß es den Anschein
hat, als ob die affizierte Pflanze von dem Gallenerzeuger dazu ge-
knechtet würde, ein Gebilde nach seinem Willen zu schaffen?

Es liegt auf der Hand, dass uns in der Entwicklungsgeschichte der
normalen Formen im Prinzip die gleiche Frage entgegentritt. Denn
würde nämlich der ganze Gestaltungsprozess einer Form noch so
sonnenklar vor uns liegen, so würden wir doch immer nicht einzu-
sehen vermögen, warum der ganze Prozess gerade so verläuft und
warum seine einzelnen Teile so angeordnet sind und in einander
greifen, das kein wüstes Conglomerat, sondern ein zweckmässiges End-
produkt daraus hervorgeht. Wir wollen uns mit dieser Andeutung
begnügen und verweisen den Leser auf die Schrift von Driesch (18)
und zwar namentlich auf den zweiten Hauptteil derselben (pag. 127—
142), sodann aber auch auf die Paragraphen 7 und 8 des Kapitels III
im ersten Hauptteil, in denen vom Entwicklungsrhythmus und von der
Kausalharmonie die Rede ist.

g) Ueber die Zweckmässigkeit der Reaktionen.

Im Anschluß an die letzten Worte des vorigen Paragraphen, mit
denen auf die Zielstrebigkeit aller inneren ontomorphogenen Reize
hingewiesen worden war, wollen wir schließlich noch kurz der
Zweckmässigkeit der verschiedenen Induktionen spezifischer Gestaltung
durch äußere Faktoren gedenken. Wir können diese Zweckmässigkeit
von zwei verschiedenen Standpunkten aus ins Auge fassen, einmal
nämlich, indem wir nur den Endeffekt an und für sich betrachten und
das andere Mal, indem wir uns überzeugen, ob derselbe auf die zweck-
mässigste Art und Weise zu Stande kommt. Wir besprechen also
zuerst

1) Die Zweckmässigkeit vom adaptiven Standpunkte aus.

Betrachten wir hier zunächst die äusseren ontomorphogenen Reiz-
wirkungen, so liegt auf der Hand, daß dieselben ohne Ausnahme den
Stempel der Zweckmässigkeit an sich tragen. Wenn der kletternde
Epheu an der vom Licht abgewendeten Seite Haftwurzeln bekommt,
so ist dies zweckmässig, weil dieselbe der Unterlage zugekehrt ist.
Dasselbe ist bei der Ausbildung der Dorsiventralität der Farnprothallien
durch das Licht der Fall, und auch die Entstehung von echten Laub-
blättern an Stelle von schuppenartigen Niederblättern an Rhizomen,
welche künstlich dem Lichte ausgesetzt werden, ist als eminent zweck-
entsprechend zu bezeichnen. Denken wir ferner an die Wirkungen
der Schwerkraft, an die des Kontaktes, des mechanischen Zuges, der
erhöhten Transpiration, des Aufenthaltes im Wasser, so ist überall die

Zweckmässigkeit derselben ohne weiteres zuzugeben, so daß wir auf spezielle Aufzählung verzichten können.

Ganz anders liegen nun aber die Verhältnisse bei den pathomorphogenen Reizreaktionen also z. B. bei den Lithiumlarven und den Gallenbildungen. Ohne sehr große Klügelei kann man hier unmöglich von Zweckmässigkeiten reden. Man hat zwar behauptet, die Gallenbildungen wären sehr wohl zweckmässig, weil durch sie die Parasiten von der Pflanze abgekapselt und so unschädlich gemacht würden; wer aber einmal eine Weide gesehen hat, deren Blätter mit rötlichen Gallen derart bedeckt sind, daß man von weitem einen mit Früchten reich beladenen Kirschbaum vor sich zu haben glaubt, der sieht die Ungeheuerlichkeit dieses Gedankenganges ohne weiteres ein.

2) Die Zweckmässigkeit vom technischen Standpunkte aus.

Sich ein Urteil darüber zu bilden, ob eine Reizreaktion auf die zweckmässigste resp. praktischste Art und Weise zu Stande kommt, ist zur Zeit ein sehr heikles und schwieriges Unternehmen, da wir absolut nicht wissen, welche Mittel und Wege in den Organismen zur Erreichung eines Zieles zu Gebote stehen. So können wir gegenwärtig nicht recht einsehen, warum in dem einen Fall ein äußerer und im anderen ein innerer Reiz einen morphologischen Prozess ins Leben ruft, wie dies z. B. bei der Ausbildung der Dorsiventralität von Sprossen oder bei der Entstehung von Haftscheiben der Fall ist. Es scheint uns wohl zweckmässiger, wenn sich letztere in Folge eines Kontaktes bilden, da bei der Entstehung aus inneren Ursachen viele umsonst erzeugt werden; daraus aber schließen zu wollen, die Haftscheibenbildung bei *Ampelopsis hederacea* wäre zweckmässiger eingerichtet als bei *A. Veitchii*, wäre ein unvorsichtiges Urteil, da im letzteren Falle vielleicht nur nicht die Mittel vorhanden sind, welche eine Auslösung durch einen äußeren Faktor ermöglichen; und die vorhandenen Mittel dürfen ja bei der Beurteilung der Herstellungszweckmässigkeit irgend eines Gebildes vor allen Dingen nicht aus den Augen verloren werden.

Nachdem wir in den vorstehenden Kapiteln die formativen (resp. morphogenen) Reize bei Pflanzen und festsitzenden Tieren kennen gelernt und einige Punkte von allgemeiner Wichtigkeit, deren Kenntnis mir für künftige Forschungen auf zoologischem Gebiete unbedingt notwendig zu sein scheint, noch besonders hervorgehoben und näher analysiert haben, können wir zur Anwendung der aufgestellten Gesichtspunkte auf die Vorgänge in der tierischen Ontogenese übergehen. Der zweite Teil dieser Untersuchung, welchen ich in kurzer Zeit zu veröffentlichen gedenke, soll sich hiermit beschäftigen; sein Thema mag den Schlußstein dieses ersten Abschnittes bilden:

Ebenso wie die verschiedenartigsten morphologischen Bildungen bei Pflanzen und festsitzenden Tieren durch formative Reize, welche entweder von der Aussenwelt herühren oder von einem Organ des Organismus auf ein anderes ausgeübt werden, so entstehen auch die morphologischen Veränderungen in der tierischen Ontogenese auf dem nämlichen Wege durch mannigfache Induktionsreize, welche fast sämtlich inneren Ursprunges sind. Wie also z. B. die Keimschläuche von *Cuscuta* an den Berührungsstellen mit der Wirtspflanze Haustorien entwickeln, wie sich in den Blattstielen von *Helleborus niger* in Folge der Zugwirkung eines Gewichtes mechanische Elemente ausbilden, die sich sonst nicht vorfinden, oder wie durch das Sekret einer Gallmücke Wurzeln an Grashalmen erzeugt werden können, so kann auch innerhalb eines sich entwickelnden tierischen Embryo ein Organ an einem anderen durch Berührung, durch Druck, Zug, durch ein spezifisches Stoffwechselprodukt oder auf sonst eine Weise neue Bildungsprozesse ins Leben rufen.

Die Möglichkeit der Auflösung der tierischen Ontogenese in eine Reihe von Induktionserscheinungen gilt es also im zweiten Teile zu beweisen und damit zugleich die Einheit der Entwicklungsmechanik im Tier- und Pflanzenreich zu begründen.

Bonn a./Rh. im Juni 1895.

Litteraturverzeichnis.

- [1] Adler H., Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, XXXV, 1881.
- [2] Askenasy E., Ueber den Einfluss des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Bot. Zeitg., 1870.
- [3] de Bary u. Woronin, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze, IV. Frankfurt a. M., 1881.
- [4] Beyerinck W., Beobachtungen über die ersten Entwicklungsphasen einiger Cynipidengallen. Amsterdam 1882.
- [5] Derselbe, Die Galle von *Cecidomyia Poae* an *Poa memorialis*. Bot. Zeitg., 1885.
- [6] Derselbe, Ueber das Cecidium von *Nematus Capreae* auf *Salix Capreae*. Bot. Zeitg., XVI, 1888.
- [7] Billroth Th., Ueber die Einwirkungen lebender Pflanzen- und Tierzellen auf einander. Wien 1890.
- [8] Bonnier, Étude expérimentale de l'influence du climat alpin etc. Bull. de la soc. Bot. de France, 1888.
- [9] Born G., Biologische Untersuchungen, I. Der Einfluss der Schwere auf das Froschei. Arch. f. mikr. Anatomie, 24.
- [10] Buesgen M., Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Bot. Zeitg., LI, 1893.

- [11] Constantin J., Influence du séjour sous de sol sur la structure anatomique des tiges. Bull. de la soc. bot. de France, XXX.
- [12] Derselbe, Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. des scienc. nat. Bot., 6 sér., T. XIX.
- [13] Darwin Ch., Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Stuttgart 1876.
- [14] Driesch H., Heliotropismus bei Hydroidpolypen. Zool. Jahrb., Syst. Abt., V.
- [15] Derselbe, Kritische Erörterungen, II. Zur Heteromorphose der Hydroidpolypen. Biol. Centralbl., XII.
- [16] Derselbe, Entwicklungsmechanische Studien, Teil X, Mitt. d. Station Neapel, XI.
- [17] Derselbe, Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893.
- [18] Derselbe, Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.
- [19] Dufour L., Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Thèses prés. à la fac. d. scienc. Paris 1887.
- [20] Eckstein K., Pflanzengallen und Gallentiere. Leipzig 1891.
- [21] Frank A. B., Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1892.
- [22] Goebel R., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitg., 1880.
- [23] Derselbe, Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk's Handbuch der Botanik.
- [24] Derselbe, Ueber die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Vorträge, herausgegeben von Virchow u. Holtzendorff, 1884.
- [25] Derselbe, Pflanzenbiologische Schilderungen, 2. Teil, 2. Liefg., Marburg 1893.
- [26] Hegler R., Ueber den Einfluss mechanischen Zuges auf das Wachstum der Pflanzen. Cohn's Beitr., VI, 1894.
- [27] Heinricher E., Versuche über die Vererbung von Rückschlagserscheinungen bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXIV, 1892.
- [28] Hertwig O., Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Teilung der Zellen? Jena 1884.
- [29] Herbst C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere, I. Zeitschr. f. wiss. Zool., LV. — II. Mitt. d. Stat. Neapel, XI.
- [30] Derselbe, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese, I. Biol. Centralbl., XIV, 1894.
- [31] Karsten G., Ueber die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Bot. Zeitg., 1888.
- [32] Kerner v. Marilaun A., Pflanzenleben. Leipzig 1891.
- [33] Kohl F. G., Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.
- [34] Leitgeb H., Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. Akad. Wien, math.-nat. Kl., LXXIV.
- [35] Derselbe, Studien über die Entwicklung der Farne. Ebenda LXXX.

- [36] Loeb J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere, I u. II. Würzburg 1891 u. 1892.
- [37] Derselbe, On some facts and principles of physiological morphology. Biol. Lect. at the mar. biol. labor. of Wood's Holl, 1894.
- [38] Lotheliev A., Influence de l'état hygrométrique de l'air sur la production des piquants. Bull. soc. bot. France, 37, 1890.
- [39] Derselbe, Influence de l'éclairement sur la production des piquants des plantes. Compt. rend., Bd. 112, 1891.
- [40] Mohl H. v., Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
- [41] Noll F., Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg III.
- [42] Peirce G. J., A Contribution to the physiology of the Genus *Cuscuta*. Ann. of Bot., VIII, 1894.
- [43] Peyritsch J., Ueber künstliche Erzeugung von gefüllten Blüten und anderen Bildungsabweichungen. Sitzungsber. Akad. Wien, mathem.-naturw. Kl. XCVII, 1888.
- [44] Derselbe, Zur Aetiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Pringsheim's Jahrb., XIII.
- [45] Pfeffer W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1884.
- [46] Derselbe, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg I.
- [47] Derselbe, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. botan. Inst. Tübingen I, 1885.
- [48] Derselbe, R. Hegler's Untersuchungen über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen. Sitzungsber. d. sächs. Ges. d. Wiss., 1891.
- [49] Derselbe, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss., XXXIII, 1893.
- [50] Derselbe, Die Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig 1893.
- [51] Pflüger E., Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Pflüger's Arch., 32.
- [52] Rosenvinge, Undersøgelser over ydre Faktors Indflydelse p^a Organdannelsen hos Planterne. Kopenhagen 1888.
- [53] Roux W., Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.
- [54] Derselbe, II. Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo: Ueber die Entwicklung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Bresl. ärztl. Zeitschr., VI, 1884.
- [55] Derselbe, Diskussion zu den Vorträgen der Herren O. Schultze und H. E. Ziegler. Verh. d. anat. Ges., 1894.
- [56] Sachs S., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leips. 1887.
- [57] Derselbe, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg II. 1882.
- [58] Derselbe, Gesammelte Abhandlungen. Leipzig 1893.
- [59] Derselbe, Physiologische Notizen, VII. Ueber Wachstumsperioden und Bildungsreize. Flora 77, 1893.
- [60] Derselbe, Do. VIII. Mechanomorphosen und Phylogenie. Ebenda 78. 1894.

- [61] Schenk H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
- [62] Derselbe, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. botan. Heft 1, 1886.
- [63] Derselbe, Ueber Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen. Ber. d. bot. Ges. II.
- [64] Derselbe, Ueber das Aërenchym. Pringsh. Jahrb., XX.
- [65] Schultze O., Ueber die unbedingte Abhängigkeit tierischer Gestaltung von der Wirkung der Schwerkraft. Abh. anat. Ges., 1894.
- [66] Solms-Laubach, *Ustilago Treubii*. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. VI, 1887. (Referiert von Büsgen in der bot. Zeitg., 1887.)
- [67] Stahl E., Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jen. Zeitschr., XVI, N. F. IX.
- [68] Derselbe, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Botan. Zeitg., 1880.
- [69] Derselbe, Ueber den Einfluss der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der *Equisetum*-Sporen. Ber. d. bot. Ges., III, 1885.
- [70] Treub, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. jard. bot. Buitenzorg, 1882.
- [71] Virchow R., Reizung und Reizbarkeit. Arch. f. path. Anat., XIV. 1858.
- [72] Vöchting H., Ueber Organbildung im Pflanzenreiche. Bonn I. 1878 II. 1884.
- [73] Derselbe, Ueber die Bildung der Knollen. Bibl. bot. Heft 4, Kassel 1887.
- [74] Derselbe, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb., XXV, 1893.
- [75] Ziegler E., Lehrbuch der allgemeinen pathologischen Anatomie, 5. Aufl., Jena 1887.
- [76] Zimmermann, Ueber den Einfluss des Lichtes auf den Marchantienthallus. Arb. bot. Inst. Würzburg II.

Ueber die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meerestieren.

Von Prof. K. Brandt.

Die Hochseeorganismen müssen darauf eingerichtet sein, mit möglichst geringem Kraftaufwande ihr ganzes Leben frei im Wasser schwebend oder schwimmend zuzubringen und zeigen in Folge dessen zahlreiche Anpassungserscheinungen, durch die ihr spezifisches Gewicht verringert, in manchen Fällen sogar dem des Meerwassers gleich gemacht wird. Ueber eine Gruppe von Hochseetieren, nämlich über die größeren Radiolarien, die Thalassicollen und koloniebildenden Radiolarien, habe ich früher schon Studien gemacht¹⁾, die ergeben hatten, dass diese Wesen außer stande sind, sich seitwärts fortzubewegen. Sie schweben frei im Wasser, weil sie einen aus

1) Die koloniebildenden Radiolarien des Golfes von Neapel. 13. Monogr. der Fauna u. Flora des Golf. v. Neap., 1885.

Gallerte und Vakuolen bestehenden sehr voluminösen Schwebapparat besitzen, durch dessen Vorhandensein das spezifische Gewicht des Gesamtkörpers dem des Meerwassers gleich gemacht wird. Geringfügige Aenderungen in dem spezifischen Gewicht der Umgebung oder des Tieres selbst führen ein Untersinken herbei, das um so schneller stattfindet, je größer der Organismus und je größer die Differenz seines spezifischen Gewichtes gegenüber dem des Meerwassers ist.

Der Körper einer Radiolarien-Kolonie besteht erstens aus den Plasmateilen mit Kernen, Oelkugeln u. s. w. und zweitens aus dem Schwebapparat, der sich wieder aus der Gallertsubstanz und der Vakuolenflüssigkeit zusammensetzt. Das Volumen des Plasmas u. s. w. verhält sich zu dem des Schwebapparates bei der koloniebildenden Radiolarie *Myxosphaera* wie 1:1254. Trotz seiner außerordentlich geringen Masse kann das Plasma, das stets schwerer ist als Seewasser, nur dadurch schwebend erhalten werden, dass der Schwebapparat spezifisch leichter ist als Seewasser.

Um darüber Näheres zu ermitteln und zugleich eine Ursache für das geringere spezifische Gewicht des Schwebapparates zu finden, habe ich im Winter 1886/87 in Neapel Untersuchungen angestellt, deren Resultate ich hier im Auszuge mitteile¹⁾.

Gewöhnlich wird bei koloniebildenden Radiolarien $\frac{1}{3}$ des Volumens von Gallerte und $\frac{2}{3}$ von Vakuolenflüssigkeit, ein äußerst geringfügiger Rest des Volumens von dem lebenden Protoplasma mit seinem verschiedenen Inhalt eingenommen. Gallerte wie Vakuolenflüssigkeit sind Abscheidungsprodukte des Plasmas. Während die Gallertsubstanz in der Regel in unmittelbarer Berührung mit dem Meerwasser ist, ist die Vakuolenflüssigkeit stets von einer Plasmaschicht umgeben. Es fragt sich zunächst, welches spezifische Gewicht besitzt die Vakuolenflüssigkeit der Radiolarien.

Auf Grund von Beobachtungen und Messungen an lebenden koloniebildenden Radiolarien erhielt ich durch Rechnung als spezifisches Gewicht der Vakuolenflüssigkeit 1,025—1,0275, im Mittel 1,0262, wenn das spezifische Gewicht des Meerwassers 1,028 beträgt.

Um die Art und Weise der Berechnung zu zeigen, führe ich ein Beispiel an. Eine kuglige Kolonie von *Collozoum* schwebte an der Oberfläche und besaß 7 große Vakuolen. Der Durchmesser betrug 1,4 mm, mithin das Volumen 1,436 cmm und, da das spezifische Gewicht gleich dem des Meerwassers war, das absolute Gewicht 1,476 mg. Nach 17stündiger mechanischer Reizung waren die 7 Vakuolen vollkommen verschwunden und die Kugel besaß in Folge dessen nur noch einen Durchmesser von 1 mm, also ein Volumen von 0,523 cmm. Das Volumen der ausgetretenen Vakuolenflüssigkeit beträgt daher 0,913 cmm.

1) Die ausführliche Arbeit wird in den zoolog. Jahrb. erscheinen und die Litteratur eingehend berücksichtigen.

Um das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit zu ermitteln, setzt man versuchsweise verschiedene Werte dafür ein. Nimmt man es zu 1,02 an, so beträgt das spezifische Gewicht der untersinkenden gereizten Kolonie $\frac{1,476 - 0,913 \cdot 1,02}{0,523} = 1,042$. Ebenso erhält man bei der

Annahme, dass das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit 1,025, 1,027 oder 1,0275 betrage, als die entsprechenden Werte für das spezifische Gewicht der sinkenden Kugel 1,032, 1,0293 oder 1,0284. Mithin beträgt die Differenz zwischen dem spezifischen Gewicht der sinkenden Kugel und dem des Meerwassers 0,014, 0,004, 0,0007 oder 0,0006. Da ich nun weiter die Sinkgeschwindigkeit der Kolonie gemessen habe (1 dem wurde in 45 Sekunden zurückgelegt) und außerdem in neu angestellten Sinkversuchen mit verschiedenen großen Glaskugeln bei Aenderung des spezifischen Gewichtes der Umgebung genügende Anhaltspunkte für den Einfluss der Volumens und des Reibungswiderstandes besitze, so kann ich mit großer Wahrscheinlichkeit aus der Sinkgeschwindigkeit von Kugeln ganz bestimmter Größe auf die Differenz des spezifischen Gewichtes schließen. In diesem Falle muss die Differenz zwischen 0,004 und 0,0007, nämlich etwa bei 0,001—0,0009 liegen. Folglich ist das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit größer als 1,025 und geringer als 1,027. Zu demselben Werte (im Mittel 1,0262) gelangte ich auch in anderen ähnlichen Fällen.

Um weiter zu ermitteln, welchem Umstande die Radiolarien diese Verringerung des spezifischen Gewichtes ihrer Vakuolenflüssigkeit und damit ihre Schwebfähigkeit verdanken, wandte ich die Gesetze der Osmose an. Zwei derselben kommen hier in Betracht. Wenn 2 Lösungen von verschiedener Konzentration durch eine Plasmaschicht (oder durch eine Niederschlagsmembran) getrennt sind, so findet so lange eine Diffusion von Wasser nach der konzentrierteren Lösung statt, bis die Konzentration in beiden Lösungen die gleiche ist. Ist z. B. in der Flüssigkeit einer Vakuole eine Lösung von größerer Konzentration, als sie das Meerwasser besitzt, vorhanden, so findet ein Anschwellen der Vakuole so lange statt, bis die Flüssigkeit in der Vakuole dieselbe Konzentration besitzt wie das Meerwasser, mit anderen Worten bis das osmotische Gleichgewicht hergestellt ist.

Mit diesem grundlegenden Gesetz allein ist nicht zu verstehen, wie die Vakuolenflüssigkeit von Meeresorganismen spezifisch leichter sein kann als Meerwasser, wohl aber durch das 2. Gesetz, das wir van t'Hoff verdanken¹⁾. Das osmotische Gleichgewicht ist hergestellt, sobald die Zahl der in Lösung befindlichen Moleküle jederseits der Plasmaschicht in der Volumeneinheit die gleiche ist. Es ist also keineswegs erforderlich, dass die Lösung

1) Zeitschr. f. physikal. Chemie, 1. Bd., 1887, S. 481.

beiderseits der Plasmaschicht dieselben festen Substanzen enthält, sondern nur, dass das Molekularverhältnis der gelösten Substanzen auf beiden Seiten das gleiche ist.

Aus meinen Versuchen und Rechnungen geht mit Sicherheit hervor, dass das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit um etwa 0,0017 geringer ist als das des Seewassers. Ferner ist es wahrscheinlich, dass osmotisches Gleichgewicht besteht. Das aber ist in diesem Falle nur dann möglich, wenn in den Vakuolen ein Teil des Seesalzes durch eine andere lösliche Substanz, die zugleich ein sehr geringes Molekulargewicht und ein geringes spezifisches Gewicht besitzt, ersetzt ist. Endlich kann es sich auch nur um eine Substanz handeln, deren Vorhandensein in der Vakuolenflüssigkeit erwartet werden darf oder muss.

Alle diese Voraussetzungen treffen nur für eine Substanz, und zwar für Kohlensäure, in vollem Maße zu. Während das Molekulargewicht der im Meerwasser gelösten Salze nach ihrem Mengenverhältnis zu einander sich zu 68,812 berechnen lässt, beträgt das von CO_2 44. Auch das spezifische Gewicht der Kohlensäurelösung (1,0008) ist geringer als dasjenige eines äquivalenten Teiles von Seesalzlösung $[0,3\%] = 1,0023$. Setzt man die bei gewöhnlicher Temperatur und mittlerem Druck in Wasser sich lösende Menge ein — deren Vorhandensein in der Vakuole wegen des Atmungsprozesses erwartet werden muss —, so herrscht osmotisches Gleichgewicht und das spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit beträgt $1,028 - 1,0023 + 1,0008 = 1,0260$.

Da dieser Wert fast genau mit dem vorher durch Rechnung auf Grund direkter Versuche gewonnenen (im Mittel 1,0262) übereinstimmt, so ist das geringere spezifische Gewicht¹⁾ damit auf überraschend einfache Weise erklärt. Die koloniebildenden Radiolarien sind also im stande, mit einem äußerst geringen Verbräuche von Material und einer sehr geringfügigen Arbeitsleistung frei im Wasser zu schweben. Auch sehr zahlreiche andere Meeresorganismen haben sich anscheinend in der gleichen Weise den außerordentlichen Vorteil, den ihnen das Medium mit seinem hohen spezifischen und geringen Molekulargewicht darbietet, zu Nutze gemacht.

Auf Grund von mechanischen oder thermischen Reizen wird bei Radiolarien ein Teil der Vakuolen durch Zurückziehen ihrer Plasmahülle in direkte Berührung mit der Gallerte gebracht und diffundiert allmählich nach dem Seewasser hin. Es erfolgt eine Volumverringerng, zugleich eine geringe Zunahme des spezifischen Gewichtes

1) Die Darlegung, wie ich zu diesem Wert gelangt bin, würde diese Mitteilung zu sehr verlängern. Sie erfolgt in der ausführlichen Darstellung.

2) Das spezifische Gewicht ist wahrscheinlich noch etwas größer, als ich es bisher annähernd berechnet habe, so dass außer Seesalz und CO_2 auch noch geringe Mengen von anderen Substanzen (z. B. von Stoffwechselprodukten) in der Vakuolenflüssigkeit gelöst sein können.

und in Folge dessen ein Untersinken. Der Reiz wirkt noch eine zeitlang nach. Dann aber strecken sich die Pseudopodien wieder vor und scheiden neue Tröpfchen in ihrem Plasma aus, die allmählich zu der definitiven Größe der Vakuolen heranwachsen. Dieses Wachsen der Vakuolen ist — soweit ich es zu übersehen vermag — nach den Gesetzen der Osmose nur dann verständlich, wenn eine Substanz von höherem Molekulargewicht als Seesalz vom Plasma zunächst abgeschieden wird (z. B. ein Stoffwechselprodukt), denn nur dadurch kann ein osmotischer Druck erzeugt und ein Zuströmen von Wasser von außen bewirkt werden.

Bei der großen Verbreitung dieses Mittels zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bei Meerestieren ist die zunächst für koloniebildende Radiolarien gewonnene Einsicht von allgemeinerer Bedeutung. Es eröffnet sich aber zugleich die Aussicht, durch die osmotischen Gesetze auch das Schweben von Süßwasserorganismen (z. B. der Heliozoen) zu erklären und die physiologische Bedeutung der pulsierenden Vakuolen genauer als bisher zu ermitteln.

Kiel, 4. September 1895.

Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren.

Von J. Thiele.

Da ich die Fortsetzung meiner „Beiträge zur Kenntnis der Amphineuren“ einstweilen noch nicht beenden kann, um noch weiteres Material zu verarbeiten, so will ich vorläufig einige der hauptsächlichsten Punkte hervorheben, in denen meine bisherigen Untersuchungen von Chitoniden von den früheren Angaben abweichende Resultate ergeben haben, und meine Anschauungen über die Verwandtschaft der *Solenogastres* und Chitoniden in Kürze darlegen. Eine zusammenhängende Darstellung der Thatsachen und die ausführliche Begründung meiner Ansichten muss für die spätere Arbeit vorbehalten bleiben.

Das Nervensystem aller bisher studierten Arten, unter denen ich einige Lepidopleuriden (*Lepidopleurus cajetanus*¹⁾, *Leptochiton asellus*) nenne, zeigt jenes Verhalten, das ich zuerst bei *Callochiton rubicundus*²⁾ beobachtet habe, dass nämlich die Pedalstränge mit den Seiten-

1) Es sei bei dieser Gelegenheit bemerkt, dass die von mir [6 S. 388] unter dem Namen *Beanella Rissoi* beschriebene Radula auf eine nicht aufklärende Weise zu diesem Namen gekommen ist; die Radula dieser Art ist ganz verschieden, wie ich mich neuerdings überzeugt habe, und daher kann diese nicht mit *Ch. cajetanus* vereinigt werden. Die letztgenannte Art ist vielmehr der typische Vertreter der Gattung *Lepidopleurus*.

2) Die oben genannte Art vertritt *Callochiton laevis* Penn. im Mittelmeer und ist von dieser englischen Art wenig verschieden, daher ist sie derselben Gattung zuzurechnen. Was Haller und Blumrich als *Ch. laevis* bezeichnet haben, dürfte *corallinus Risso* sein, den ich bisher nicht untersuchen konnte.

strängen durch zahlreiche Konnektive zusammenhängen. Diese entsprechen in der Regel den Pedalkommissuren, doch finde ich gewöhnlich noch 2 paar Konnektive vor der ersten Kommissur. Auch dürfte es als Regel gelten, dass die Lateralstränge an den Vereinigungsstellen mit den Konnektiven Mantelnerven entsenden. Zwischen je zwei Schalenstücken geht von jedem Seitenstrange ein Nerv in dorsomedianer Richtung ab, wahrscheinlich zu den Aestheten und den Verbindungsmuskeln der Schale. An einigen Kiemennerven beobachtete ich je eine gangliöse Anschwellung, welche seitlich vom Lateralstrange liegt, und von welcher der Nerv an der Außenseite der Kiemenrhachis verläuft. Ferner muss ich betonen, dass ich niemals auch nur eine Spar von Magenganglien und solchen Nerven zu den Seitensträngen entdecken konnte, wie sie Béla Haller beschrieben hat, obwohl ich mir alle erdenkliche Mühe gegeben habe. Sollte Haller nicht ein paar Lateropedalkonnektive vor sich gehabt haben?! Ueberhaupt scheint mir, dass solche Konnektive bisher — wenigstens zum Teil — falsch gedeutet worden sind, weil sie nicht richtig bis zu beiden Enden verfolgt werden konnten, so werden möglicherweise die sog. Nierennerven und vielleicht auch die „Herznerven“ solche Konnektive sein.

Bei *Lepidopleurus cajetanus* habe ich in der Kiemenhöhle eine große Zahl — etwa 35 jederseits — kleiner Sinnesbügel gefunden, die an der Innenwand des Mantelsaums liegen und nur hinten an die Decke der Kiemenhöhle rücken; dieselben haben große Ähnlichkeit mit den Seitenorganen von Rhipidoglossen, namentlich *Haliotis*, wo sie hauptsächlich an der Unterseite des Epipodiums gelegen sind. Bei einigen anderen Gattungen von Chitoniden habe ich solche Sinnesorgane, die ich als Seitenorgane bezeichnen will, nicht gefunden. Der Mantelsaum selbst ist regelmäßig von Sinnesepithel bekleidet.

Die nach vorn ausgebauchte Mundhöhle ist dem Vorderende der Radula gegenüber von einem hohen kutikularisierten Epithel bekleidet, dagegen fehlt ein aus Stäbchen zusammengesetzter „Kiefer“, wie er bei Rhipidoglossen vorkommt. Eigentliche Speicheldrüsen fehlen; was Haller als Buccaldrüsen bezeichnet hat, sind zwei von mukösem Epithel bekleidete Furchen, welche den „poches linguales“ Wegmann's von *Haliotis* entsprechen. Die unter der Zunge gelegene Tasche enthält bekanntlich in ihrem Grunde das von Haller als Subradularorgan bezeichnete Sinneswerkzeug. Dieses kann aus der Mundöffnung hervorgestülpt werden, wie ich an einigen konservierten Stücken finde.

Um das Sinnesepithel bei den Bewegungen der Zunge vor Verletzungen zu schützen, ist der Hinterteil der Subradulartasche von mukösem Epithel bekleidet, doch habe ich noch bei keiner Art eine besondere eingestülpte Drüse gefunden, wie Haller eine solche ge-

sehen haben will. Der vordere Teil der Subradulartasche trägt ein hohes Epithel mit einer Cuticula; von Geschmacksknospen habe ich bisher darin nichts bemerkt.

Das Stomodaeum dürfte unweit vor der Oeffnung der beiden „Zuckerdrüsen“ aufhören, wo sich mehr oder weniger deutlich ein queres Fältchen findet, daher sind diese Drüsensäcke entodermal und dürfen aus diesem Grunde nicht als Speicheldrüsen angesehen werden. Der weite Magen ist nicht nur Behälter für das Lebersekret, wie Haller behauptet, sondern enthält in der Regel pflanzliche Stoffe, manchmal in großer Menge, umgeben von einem feinkörnigen Sekret, ähnlich wie ich es auch bei *Haliotis* finde.

Bei *Lepidopleuriden* verengt sich der Magen ganz allmählich nach hinten, wo er in den Darm ausläuft. Bisher habe ich nur einen sich in den Magen öffnenden Lebergang wahrgenommen, ungefähr in der Verlängerung des Vorderdarms. Das Verhalten des Magens zeigt bei *Chitoniden* merkliche Verschiedenheit, ebenso die Darmwindungen. Bei *Lepidopleurus* bildet der Darm, von kleinen Windungen abgesehen, zwei große nach vorn gewendete Schlingen, deren Vorderenden unmittelbar hinter einander rechts neben dem Magen gelegen sind. Die Leber wird in der Hauptsache vom Darm umgeben, der sich spiralig dreht, sodass die vorn rechts gelegenen Teile sich weiter rückwärts nach unten, links und oben verschieben. Die Leber reicht weit nach hinten, bis über die hinteren Darmschlingen hinaus. Der kurze Endteil des Darmes, welcher die Leibeshöhle durchsetzt, scheint ein Proctodaeum darzustellen.

Von einer Beschreibung der komplizierten Muskulatur sehe ich ab und betone nur, dass von einem Hautmuskelschlauch bei *Chiton*en nicht die Rede sein kann; wahrscheinlich werden verschiedene Bestandteile aus einem solchen hervorgegangen sein, sind aber außerordentlich differenziert durch die Ausbildung des Fußes und die Anpassung an die Schale. Die Gürtelmuskulatur wird bei höheren Formen (*Acanthochiton*, *Chitonellus*, *Diarthrochiton*) äußerst kräftig; hier bietet dieselbe aber keine direkten Beziehungen zu einem Hautmuskelschlauche, wie ihn die *Solenogastres* besitzen.

Ueber die Nieren sei bemerkt, dass sie bei *Lepidopleuriden* kurz sind und dass ihre Vorderenden ziemlich genau dem vordersten Kiemenpaar entsprechen; sie umgeben weiter hinten vollständig den Darmtraktus.

Wichtig ist endlich, dass nach meinen Befunden die Eingeweide lediglich von Bluträumen durchsetzt und umgeben sind, daher ist eine sekundäre Leibeshöhle bei *Chiton*en ebensowenig vorhanden wie bei *Lamellibranchiern* und den ältesten *Gastropoden*. Haller, der bei den letzteren und bei *Chitoniden* eine sekundäre Leibeshöhle gefunden

haben will, bemerkte in den fraglichen Räumen Blutzellen, deren Vorkommen ihm, wie es scheint, nicht recht erklärlich war ¹⁾).

Nach diesen kurzen Berichtigungen, die immerhin für Vergleiche mit anderen Tiergruppen von einiger Bedeutung sind, will ich die Verwandtschaftsbeziehungen der Chitoniden erörtern. Wenngleich ihre Zugehörigkeit zu den Mollusken heute kaum mehr bezweifelt wird, so ist doch noch nicht ein eingehender Vergleich ihrer Organisation mit der der ältesten Formen aus den verschiedenen Molluskenklassen durchgeführt worden. Hier sei Folgendes hervorgehoben.

Obwohl schon verschiedentlich betont worden ist, dass der die Schale erzeugende Molluskenmantel dem mit Schüppchen, Borsten etc. bedeckten Körperrande der Chitoniden nicht homolog sein kann, wird doch noch in der Regel eine solche Homologie angenommen. In der That sind nicht nur diese Falten, sondern auch die von ihnen bedeckten Räume und die in diesen gelegenen Kiemen nicht homolog. Der Molluskenmantel kann nur der „Mantelkante“ von Chitoniden homologisiert werden, während der Gürtel jedenfalls mit dem Epipodium der Rhipidoglossen auf eine gemeinsame Anlage zurückgeführt werden muss. Dafür spricht vor Allem die Innervierung: die mit den Pedalsträngen durch zahlreiche Konnektive verbundenen Seitenstränge können weder mit der Visceralkommissur, noch mit den Mantelnerven der Mollusken homologisiert werden, sondern einzig und allein mit dem Nervensystem im Epipodium; ich habe das schon früher behauptet und denke, dass das regelmäßige Vorhandensein der Lateropedalkonnektive nur in diesem Sinne gedeutet werden darf. Auch die Seitenorgane von *Lepidopleurus* und die Zirkulationsverhältnisse sprechen für meine Auffassung. Eine Visceralkommissur fehlt bei Chitoniden;

1) Béla Haller hat, durch meine Kritik seiner Arbeiten (Biol. Centralblatt, XV, Nr. 6) geärgert (was ich ihm nicht weiter verdenken will), gesucht, dieselbe in einer Anmerkung zu seiner jüngst erschienenen Arbeit „Beiträge zur Kenntnis der Morphologie von *Nautilus pompilius*“ (in Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel von R. Semon) mit einigen äußerst schroffen Bemerkungen allgemeiner und persönlicher Art abzu thun, was bei der hinlänglich bekannten Weise, wie dieser Herr mit der ihm unbequemen Litteratur umzuspringen pflegt, nicht wunderbar ist und jedenfalls von mir erwartet werden durfte. Ich meinerseits bemerke darauf nur, dass ich überall, wo ich Kritik übte, mich auf eigene Untersuchungen stützen konnte, die ich eingehend zu veröffentlichen gedenke, sobald ich die Zeit dazu finden werde. Ehe nicht Haller in sachlicher Weise meine Einwürfe widerlegen wird, was ihm zumeist schwer fallen dürfte, muss ich dieselben in vollem Maße aufrecht halten. Mag der Herr Graf meine „Beobachtungsgabe“ so hoch oder so niedrig stellen, wie es ihm beliebt, ich werde mich durch solche Art von „wissenschaftlicher“ Beurteilung nicht abhalten lassen, meine Befunde darzulegen, auch wenn sie mit den seinigen nicht übereinstimmen. Spätere Nachuntersuchung wird dann ja entscheiden, wer der bessere Beobachter gewesen ist!

Pelseneer wollte die von Haller beschriebenen, von den Seitensträngen ausgehenden Magenerven als eine solche deuten¹⁾, ohne sich klar zu machen, dass das Verhalten in beiden Fällen völlig verschieden sein würde — ich habe aber, wie bemerkt, von diesen Nerven und Ganglien überhaupt nichts gesehen.

Der Darmtractus der Chitonen ist ganz nach dem Molluskentypus gebaut, was sich in dem Verhalten des ektodermalen Anfangsteiles, der eine geräumige Mundhöhle mit großer Zunge und einer gut entwickelten Radula darstellt, in dem Vorhandensein einer Vorderdarmdrüse und eines Magens mit einer Leber, sowie in dem gewundenen Darm ausdrückt. Indessen sind doch einige Merkmale für den Darm der Chitonen charakteristisch: das Fehlen eines Kiefers, der Mangel an Speicheldrüsen, die besondere Ausbildung der Radula, die Drehung des Magens und die Ausmündung der Leber. Das Subradularorgan ist den Rhipidoglossen verloren gegangen, es findet sich aber bei Scaphopoden und ist jedenfalls dem unter der Radula gelegenen „Geschmacksorgan“ von Cephalopoden homolog.

Die Muskulatur ist insofern ähnlich wie bei anderen Mollusken, als sie überall durch Anpassung an die Schale modifiziert ist; ein Hautmuskelschlauch existiert nur noch an wenigen Stellen in deutlich erkennbarer Form. Die Transversalmuskulatur ist verschieden ausgebildet. Die Verbindungsmuskeln der Schalenstücke sind natürlich eine besondere Eigentümlichkeit der Chitonen.

Das Pericardium hängt, wie ursprünglich jedenfalls bei allen Molluskenklassen, mit den Nieren zusammen. Das Herz hat zwei Vorhöfe. Die Nieren sind acinös, wie die rechte von *Halotis*. Eine Eigentümlichkeit der Chitoniden ist die völlige Trennung der Geschlechtsorgane vom Tractus renopericardialis, die sonst bei Mollusken erst in einzelnen Klassen in verschiedener Weise zu Stande kommt.

Eine sekundäre Leibeshöhle fehlt, wie erwähnt, den Chitoniden ebenso wie den meisten anderen Mollusken. Von einer Deutung desjenigen Raumes, der bei Cephalopoden als sekundäre Leibeshöhle bezeichnet wird, muss ich absehen, da ich darüber bisher keine Untersuchung anstellen konnte, doch ist es meines Erachtens nicht zweifelhaft, dass dieser Raum durch Erweiterung eines Teiles des Tractus renopericardialis entstanden und daher nicht eine Bildung ist, für die es bei anderen Mollusken kein Aequivalent gibt.

Nach alledem ist es in der That nicht möglich, die Chitoniden für etwas Anderes zu erklären als für Mollusken. Indessen stehen sie allen anderen Mollusken gegenüber durch eine Anzahl sehr wichtiger Unterschiede. Am meisten fällt in die Augen die achteilige Schale mit ihren Verbindungsmuskeln, ohne deutliche Mantelduplikatur, der mit Schuppen, Stacheln oder Borsten bedeckte Körperrand und

1) Zool. Centralblatt 1, S. 778, Anm.

die Vielzahl der Kiemen. Ferner haben die Chitonon, allein von dem Subradularorgan abgesehen, keines der für die eigentlichen Mollusken charakteristischen Sinnesorgane, weder Augen, noch Otocysten, noch Tentakel, noch Spengel'sche Organe. Ihnen fehlen im Nervensystem sowohl die Mantelnerven, als auch die Visceralkommissur. Am Verdauungstrakt fehlt der Kiefer und das Verhältnis der Leber zum Magen ist abweichend. Endlich fehlt den Chitonon eine hintere Aorta.

Daher müssen ohne Zweifel die Placophoren allen übrigen Mollusken im System gegenüber gestellt werden, wie das Hatschek gethan hat [2], indem er jene als *Aculifera*, diese als *Conchifera* bezeichnete. Soweit das die Chitonon betrifft — Hatschek hat auch die *Solenogastres* dazu gerechnet — stimme ich bei und nehme auch die Namen an, die ich für zweckmäßig halte.

Nicht anschließen kann ich mich dagegen der von Pelseneer (4, S. 6—9) ausgesprochenen Ansicht, dass die Cephalopoden allen übrigen Mollusken einschließlich der Amphineuren gegenüber zu stellen sind. Es ist zwar nicht zweifelhaft, dass die Cephalopoden einige Eigentümlichkeiten erworben haben, die den übrigen Mollusken er-mangeln, so vor Allem die Arme, aber diese Erwerbungen hängen zumeist mit der den ältesten Cephalopoden eigenen schwimmenden Lebensweise zusammen und sind zum großen Teil nur Weiterbildungen von Organen, die auch sonst sich bei Mollusken finden. In allen oben aufgeführten Punkten, in denen sich die Placophoren abweichend verhalten, schließen sich die Cephalopoden an die anderen Mollusken an und stellen nur die höchste Ausbildung des Stammes dar. Mit Saug-näpfen versehene Fangarme — die freilich denen von Cephalopoden nicht homolog sind — haben sich bekanntlich bei *Pneumoderma* entwickelt, gleichfalls in Anpassung an die schwimmende Lebensweise. Eine Kammerung der Schale ist auch sonst hin und wieder angedeutet, z. B. bei *Coecum* u. a. Der Dotterreichtum der Eier ist doch auch nur eine Weiterbildung, die keinen hinreichenden Grund zur Gegenüberstellung abgibt. Darum ist es meiner Ansicht nach unmöglich, mit Pelseneer anzunehmen, die Cephalopoden hätten sich früher als die Amphineuren von den anderen Mollusken abgetrennt.

Wesentlich anders als bei den Chitoniden liegen nun aber die Verhältnisse bei den *Solenogastres*. Es scheint neuerdings ein Dogma geworden zu sein, dass auch sie richtige Mollusken sind, hat doch Pelseneer [3] sogar die Ansicht ausgesprochen, sie wären aus Placophoren hervorgegangen, eine Ansicht, die auch sonst Zustimmung gefunden hat. Es galt dabei *Chitonellus* (= *Cryptoplax*) als Zwischenform zwischen beiden Tiergruppen. Es muss nun zunächst hervor-gehoben werden, dass diese Gattung durchaus nicht primitiv ist ver-glichen mit anderen Chitoniden, das hat Pilsbry in seinem System ganz richtig ausgedrückt, das hat Haddon [1] betont, indem er die

Ähnlichkeit der Stacheln mit denen von *Acanthochiton* hervorhob, und das habe auch ich angedeutet [6, S. 399], indem ich auf die große Ähnlichkeit der Radula mit der der letztgenannten Gattung hinwies. Es muss also als einzig wahrscheinlich gelten, dass *Cryptoplax* sich an *Acanthochiton* anschließt.

Als eine Zwischenform zwischen den älteren Chitoniden und den Aplacophoren könnte *Cryptoplax* nur unter der Annahme gelten, dass die Aplacophoren wirklich phylogenetisch aus Chitoniden hervorgegangen sind, indessen ist diese Annahme völlig unmöglich, da dieselben unzweifelhaft und unbestritten in den meisten Organen primitiver sind als die letzteren. Sie haben einen vollständigen Hautmuskelschlauch, der gleichzeitig als ein zwingender Beweis gelten muss, dass sie niemals eine Schale besessen haben; sie haben einen primitiveren Darmtraktus und durchaus primitive Verhältnisse in den Geschlechtsorganen und ihren Ausleitungswegen. Es ist daher mit allem Nachdruck zu betonen, dass die *Solenogastres* nicht Abkömmlinge von Chitoniden sein können.

Weiter ist die Frage, ob die *Solenogastres* in der That Mollusken sind, von Neuem aufzuwerfen und zu erörtern, nachdem in den letzten Jahren die Kenntnis ihrer Organisation bedeutend erweitert worden ist. Wenn sie Mollusken sein sollen, so müssen sie unzweifelhaft deren typische Charaktere besitzen. Will man diese feststellen, so wird man meines Erachtens die Chitoniden bei Seite lassen dürfen, da sie wesentliche Differenzen zeigen und die ältesten Formen aus den Klassen der *Conchifera* mit einander vergleichen. So erhält man für die Mollusken einerseits und die *Solenogastres* andererseits etwa folgende typische Merkmale.

Bei *Mollusken* ist der Körper sehr gedrungen, die Bauchfläche nimmt ein großer saugnapfförmiger Fuß ein, dessen starke Retraktoren sich an eine einheitliche dorsale Kalkschale anheften. Diese besteht aus mehreren, über einander liegenden Schichten; in der Regel sind es deren drei: Periostracum, Ostracum und Hypostracum, von denen das letzte als Hautskelett dient. Der Hautmuskelschlauch ist zum Teil rückgebildet, zum Teil durch Anpassung an die Schale und die Formveränderung sehr modifiziert. Das Nervensystem besteht aus einem Ringe um den Schlund mit seitlichen Verdickungen, die jederseits zwei Konnektive zu den Pedalsträngen entsenden; von diesen geht

Bei *Solenogastres* ist der Körper im Querschnitt rundlich, langgestreckt, ein deutlicher Fuß fehlt; ein Mantel und eine Kalkschale fehlen. Der Hautmuskelschlauch ist vollständig erhalten, die Transversalmuskulatur regelmäßig angeordnet, schwach. Im Nervensystem fehlt eine untere Schlundringhälfte, die Cerebralganglien liegen dicht zusammen über dem Schlunde; sie entsenden zu den ventralen Längsstämmen, welche durch zahlreiche Verbindungen mit den hinten über dem Darm gelegenen Seitenstämmen zusammenhängen, ein paar Konnektive. Eine Visceralkommissur fehlt.

Sämtliche Sinnesorgane der Mollusken fehlen; statt ihrer finden sich

vorn eine Visceralkommissur aus, ferner Nerven zum Mantel und außer zahlreichen Fußnerven eine Anzahl von Nerven zum Epipodium. Von Sinnesorganen sind ein paar Augen, ein paar Otcysten, Kiemensinnesorgane, zahlreiche Tentakel am Epipodium, Kopf und Mantel, zahlreiche Seitenorgane, endlich ein Subradularorgan zu nennen. Die Mundöffnung liegt in einem rüsselartigen Vorsprunge; die Mundhöhle ist weit, mit einer großen Zunge, diese wird von einer Reibplatte bedeckt, die aus einer starken einheitlichen Membran mit zahlreichen hakenförmigen Zähnechen besteht. Die Zungenmuskulatur ist sehr entwickelt. In der Zunge liegen zwei Knorpel als zusammenhängende Massen. Der Radula gegenüber liegt ein aus Stäbchen zusammengesetzter Kiefer. Ob ursprünglich entwickelte Speicheldrüsen vorhanden sind, ist unsicher; wenn solche vorkommen, so sind ihre drüsigen Elemente epithelial gelagert. Der entodermale Mitteldarm ist bis auf den Magen eng, lang und daher in Schlingen zusammengelegt, mit zwei großen Drüsen, dem Kropf oder der Vorderdarmdrüse und der Leber. Das Vorhandensein eines ektodermalen Enddarms (Proctodäum) ist zweifelhaft. Ein paar Nephridien fungieren als Nieren, auch im Perikardium ist ein Teil des Epithels exkretorisch thätig; die Nieren hängen mit dem Herzbeutel zusammen. Das Herz hat zwei seitliche Vorhöfe und entsendet eine vordere und eine hintere Aorta; das Blut enthält amöboide Zellen. Die paarige Keimdrüse ist getrennt geschlechtlich, ihre Produkte werden in die Nieren und durch sie nach außen entleert, daher fehlen alle accessorischen Organe (Schalendrüse u. dergl.) sowie Kopulationswerkzeuge gänzlich.

Sinnesorgane in der sog. Mundhöhle und eine hintere dorsale Grube. Ein solches Sinnesepithel, wie es diese Grube und die Mundcirren bekleidet, ist bei Mollusken nicht zu finden.

Die eigentliche Mundöffnung liegt gewöhnlich in einer Einsenkung, der sogen. Mundhöhle; der ektodermale Schlund ist relativ lang, meist von subepithelialen Drüsenmassen mehr oder weniger umgeben; im hintern Teile kann eine kleine Radula liegen, der eine einheitliche Basalmembran fehlt, so dass die Zähnechen dem Epithel direkt aufsitzen. Ein zungenähnlicher Vorsprung ist höchstens angedeutet, Knorpel sind kaum als zusammenhängende Massen vorhanden; eine eigene Zungenmuskulatur ist kaum entwickelt. Ein Kiefer fehlt. Der Mitteldarm ist gerade, weit, meist mit vorderem Blindsack versehen, ohne abgesetzten Kropf und verzweigte Leber, zeigt gewöhnlich seitliche Ausbuchtungen; sein Hinterende ist verengt, kurz und mündet in eine weite ektodermale Höhle (Proctodäum). Die Keimstoffe gelangen aus den Keimdrüsen durch besondere Gänge in das Perikardium, von dem zwei am Ende vereinigte Gänge ausgehen, die in ihrer äußeren Hälfte als Schalendrüse fungieren, sie führen gewöhnlich in die Afterhöhle. Das mit einem hinteren Vorhof versehene Herz läuft in eine vordere Aorta aus; im Blute sind außer amöboiden Zellen rote Blutkörperchen vorhanden. Die Keimdrüsen sind zwittrig, Anhangsorgane kommen häufig vor und als Hilfsmittel bei der Kopulation dienen umgewandelte Hautstacheln; die Peniastacheln und die Vagina mit schwellbarem Kopulationsorgan bei *Neomenia* stellen hierin die höchste Form dar.

Geht man diese Zusammenstellung durch, so findet man durchweg sehr bedeutende Unterschiede und kaum eine wesentliche Uebereinstimmung. Auch das Wenige, was wir bisher von der Ontogenie von

Solenogastres wissen, ist von der Entwicklung typischer Mollusken sehr verschieden. Pruvot sagt [5, S. 1214]: Des faits qui précèdent-on doit conclure que le développement des Néoméniens s'éloigne considérablement de celui des Mollusques; mais montre, par contre, dans l'évolution des feuilletts au moins, d'étroites ressemblances avec celui des Annélides inférieurs, les Hirudinées, et peut même se comparer, dans une certaine mesure, à la formation de la Némerte dans le Pilidium.

Ganz ungerechtfertigt ist es, die Rückenschuppen der Larve von *Dondersia* mit der Schale der Chitonen zu homologisieren; erst wäre der Beweis erforderlich, dass diese Schüppchen etwas Anderes sind als die des erwachsenen Tieres und dass dieselben richtige Schalenstücke sind, die einen Vergleich mit denen von Chitonen gestatten — und dieser Beweis wird jedenfalls nie erbracht werden.

Aus dieser ganzen Ueberlegung kann ich nur einen Schluss ziehen, nämlich diesen: Die *Solenogastres* sind keine Mollusken, weil sie die typischen Molluskenmerkmale nicht besitzen.

Pelseneer wollte aus der Rückbildung von Schale, Fuß, Radula und Kiemen bei *Solenogastres* schließen, dass diese hoch differenzierte Mollusken wären, ähnlich einigen Opisthobranchiern. Solche negative Merkmale sind doch recht zweifelhafte Beweisgründe! Warum schloss Pelseneer aus dem gleichzeitigen Mangel (oder der rudimentären Ausbildung) dieser Organe nicht vielmehr, dass die *Solenogastres* gar keine Mollusken sind? Bei solchen höheren Formen, wie sie Pelseneer zum Vergleich heranzieht, bleiben doch immer einige unzweifelhafte Molluskenmerkmale erhalten, wie etwa die Otocysten und mindestens eine Niere. Die Muskulatur schalenloser Gastropoden ist vom Hautmuskelschlauche der *Solenogastres* ganz verschieden. Sind zwittrige Keimdrüsen vorhanden, wie namentlich bei euthyneuren Gastropoden, so sind ihre Mündungsverhältnisse völlig anders als die der *Solenogastres*, ebenso die Kopulationsorgane höherer Gastropoden.

Wenn demnach die *Solenogastres* von den Mollusken ausgeschlossen werden müssen, so entsteht die Frage, wohin sie zu stellen sind. Es ist ohne Weiteres klar, dass sie dann nur bei den Würmern untergebracht werden können, und zwar haben sie Beziehungen hauptsächlich zu den Gruppen der Turbellarien und Nemertinen, Nematoden und Anneliden. Schon die Körperform der *Solenogastres* ist entschieden wurmartig, ihre flimmernde Bauchrinne findet ein Äquivalent bei *Protodrilus* und tubikolen Polychäten, während die Haut im Uebrigen cuticularisiert ist und aus einzelnen Zellen stachelartige Gebilde erzeugt (Chätopoden). Der Hautmuskelschlauch verhält sich besonders dem von Nemertinen ähnlich und die Transversalmuskeln sind allen genannten Würmern eigen. Im Nervensystem treffen wir sowohl zu Turbellarien wie zu Polychäten Beziehungen. Subepitheliale

Drüsen am Vorderdarm finden sich sowohl bei Turbellarien wie bei Anneliden; die sehr eigenartige Einmündung des Vorderdarms in den Mitteldarm von der Unterseite, während der letztere über jenem weiter nach vorn reicht, ist bei Turbellarien wieder anzutreffen. Regelmäßige seitliche Ausbuchtungen des Mitteldarms haben die *Solenogastres* mit Turbellarien, Nemertinen und Anneliden gemeinsam. Ein dorsales Längsgefäß, in welchem das Blut nach vorn strömt, mag bei *Solenogastres* und Anneliden homolog sein. Zwitterige Keimdrüsen haben nicht nur die Turbellarien, sondern auch manche Anneliden, wie *Protodrilus*, *Ophriotrocha* etc. Eine sehr ähnliche Ausmündung der Keimdrüsen in eine Kloake finden wir bei männlichen Nematoden, deren Spicula auch lebhaft an die von *Neomenia* erinnern.

So zeigen die *Solenogastres* in fast allen Organen eine Ausbildung, die sich auch bei anderen Würmern wiederfindet. Nur einige Punkte scheinen dem zu widersprechen, und da gerade diese sehr einseitig in den Vordergrund geschoben worden sind, so muss ich auch ihrer gedenken. Hauptsächlich ist es die Radula einiger *Solenogastres*, die als Molluskencharakter angesehen wird. Ich habe schon hervorgehoben, dass die Radula der Mollusken immer aus einer Grundmembran besteht, welche die Zähnchen trägt, eine solche fehlt aber bei *Solenogastres*; dieser Mundbewaffnung wird man ebensowohl die gewisser Polychäten an die Seite stellen dürfen. Dass ein Teil der Geschlechtsdrüsenhöhle zu einem Perikard umgebildet ist, mag gleichfalls als Molluskencharakter gelten, indessen mtnden bei Mollusken die Keimdrüsen nicht, wie bei *Solenogastres*, durch besondere Gänge in das Perikardium, sondern öffnen sich in die Nieren, ein sehr wichtiger Unterschied; dahingegen ist auch bei Würmern manchmal ein ähnlicher Raum (Uterus) vorhanden, der freilich keine Beziehung zu einem Herzen hat, weil ein solches allen bezeichneten Würmern — mit Ausnahme von Anneliden — fehlt.

Endlich sind zwei Organe von *Chaetoderma* für Homologa solcher von Mollusken gehalten worden, nämlich die beiden Kiemen und die Mitteldarmdrüse. Da ist zunächst zu betonen, dass *Chaetoderma* nach seiner ganzen Organisation die am meisten abweichend differenzierte Form unter den *Solenogastres* ist, sodann dass die Kloake sicher nicht der Mantelhöhle von Mollusken homolog sein kann und ebensowenig die Kiemen denen der letzteren entsprechen. Ebenso ist das unpaare Drüsenrohr am Darm von *Chaetoderma* keineswegs eine der paarigen, verzweigten Leber der Mollusken gleichwertige Bildung, sondern vermutlich in ähnlicher Art wie der Nebendarm gewisser Polychäten gebildet. Beide Organe von *Chaetoderma* sind auf andere Weise entstanden als die entsprechenden der Mollusken und daher diesen nicht homolog.

Wenn es demnach für mich feststeht, dass die *Solenogastres* keine

Mollusken sind, so ist es doch klar, dass sie mit diesen eine gewisse Verwandtschaft besitzen, etwa so wie die Anneliden mit den Arthropoden, und selbstverständlich sind die Chitoniden ihre nächsten Verwandten. Vor Allem spricht dafür das Nervensystem, sodann die Bedeckung der Haut durch eine ähnliche Cuticula mit Kalkstacheln oder Schuppen wie auf dem Rande der Placophoren, die Radula (besonders von *Proneomenia*) und das Perikardium, sowie die Lage der Aorta. Ebenso wenig aber wie die Onychophoren und Myriapoden mit den Anneliden im System vereinigt werden, ebenso wenig dürfen die *Solenogastres* mit den Chitoniden zu einer Gruppe zusammengestellt werden. Daher ist die „Klasse“ der Amphineuren aufzulösen und die Placophoren bei den Mollusken (*Aculifera-Conchifera*), die *Solenogastres* (die Bezeichnung Aplacophoren ist dann zwecklos) dagegen bei den Würmern unterzubringen als eine den Anneliden, Nematoden etc. gleichwertige Gruppe.

Straßburg, im August 1895.

Litteratur.

- [1] Haddon, Challenger Report. *Polyplacophora*.
- [2] Hatschek, Vorbemerkung zu Blumrich, Das Integument der Chitoniden. Zeitschr. f. wiss. Zool., 52.
- [3] Pelseneer, Sur le pied de *Chitonellus* et des *Aplacophora*. Bull. sc. Fr. Belg., 22.
- [4] Derselbe, La classification générale des Mollusques. *ibid.* 24.
- [5] Pruvot, Sur l'embryogénie d'une *Proneomenia*. Comptes rend., 114.
- [6] Troschel-Thiele, Das Gebiss der Schnecken. *Lepidoglossa*.

Th. Barrois, Fauna der Gewässer Syriens.

Aegypten und Syrien, insbesondere das Wassergebiet des toten Meeres, des Jordan sind in Lage und Temperaturverhältnissen eigenartig und Forschungsberichte über ihre Tierwelt von hervorragendem Interesse.

Im Jahre 1890, Mai-Juni, machte Barrois eine wissenschaftliche Missionsreise im Auftrage seines Ministeriums des öffentlichen Unterrichts in das Gebiet des Libanon und des Antilibanon.

Das sehr wertvolle Ergebnis ist in:

Contribution à l'étude de quelques lacs de Syrie, und einer Reihe faunistisch-monographischer Arbeiten unter Mitwirkung folgender Autoren, niedergelegt:

1892. Barrois, *Phyllopoda*. Topsent, *Spongia*, *Potamolepis Barroisi* n. sp.
1893. Topsent, *Spongia*, *Ephydatia*. Barrois, *Decapoda*. Régimbart, *Insecta*. Richard, *Copepoda*. Drouët, *Mollusca*, *Unio* 2 n. sp.

1894. Barrois und von Daday, *Rotifera*. Richard, *Cladocera*.
Dautzenberg, *Mollusca*. Barrois, Beitrag zum Studium einiger
Seen Syriens (Zusammenfassung).

1895. Chevreux, *Crustacea*, *Amphipoda*.

Das faunistische Gesamtergebnis bekundet sich in der folgenden Tabelle I:

Tab. I.				Novae						Novae	
Summar. Uebersicht	Sp.	Var.	Sp.	Var.		Sp.	Var.	Sp.	Var.		Sp.
Protozoa					Amphipoda	4					
Rhizopoda	2				Isopoda	1					
Flagellata	(1)				Decapoda	2					
Dinoflagellata	1(2)				Arachnoidea						
Coelenterata					Hydrachnida	13		5			
Spongia	2	1			Insecta						
Tubularia	(1)				Hemiptera	2					
Vermes					Dryopidae	1					
Turbellaria	(2)				Coleoptera	36	3			1	
Nematoda	(1)				Mollusca						
Rotifera	42	9			Lamellibranchiata	25					
Annelida	6				Gasteropoda	40	3	5		1	
Bryozoa	1				Vertebrata						
Arthropoda Crustacea					Pisces	28					
Phyllopoda	10		2		Amphibia	2					
Cladocera	34	1	4		Reptilia	2					
Ostracoda	2	1			Mammalia	1					
Copepoda	16	4	3	1	Determinierte Formen	272	12	29		3	

Besonders reich vertreten sind die Crustaceen 69 Spec. 6 Var. die
Mollusken 65 „ 3 „ und die
Pisces 28 „

Neue Species: *Crustacea*.

und Varietäten: *Phyllopoda*. *Branchipus Ledoulxi* Brr.
Chirocephalus Bairdi Brr.
Cladocera. *Ceriodaphnia Rigaudi* Reh.
Alona Cambouei de Gr., Reh.
Pleuroxus Barroisi Reh.
Chydorus Letourneuxi Reh.
Copepoda. *Ectinosoma Barroisi* Reh.
Laophonte Mohammed Bln., Reh.
Canthocamptus hibernicus incertus Reh.
Diaptomus Galebi Brr.
Mollusca. *Unio Barroisi* Drt.
„ *tinctus* Drt.
Bythinella contempta Dtz.
„ *Palmyrae* Dtz.
Melanopsis Saulcii maxima Dtz.
Pyrgola Barroisi Dtz.
Theodoxia jordani aberrans Dtz.
Planorbis homensis Dtz.

Das Vorkommen von 10 Phyllopoden ist besonders bemerkenswert. Es dürfte wohl noch kein so kleines Gebiet bekannt sein, das eine solche ganz auffallende Zahl von Phyllopoden besitzt, die bisher vereinzelt aber allerdings weit verbreitet angetroffen werden. Die Mehrzahl der Vertreter der andern

Entomostraken-Ordnungen hat Syriens Gewässer mit der europäischen Fauna gemeinsam, aber auch dieses Gebiet hat interessante Funde aufzuweisen in den 2 Harpacticiden: *Ectinosoma Barroisi* Reh., *Laophonte Mohammed* Bln., Reh. und dem neuen *Diaptomus Galebi* Brr., die ihm speziell angehören.

Wie unter den Entomostraken die Phyllopoden als charakteristische Besonderheit hervortreten, so geben die Mollusken in ähnlicher Weise durch die Familie der Melaniden (10 Sp.) dem Gebiete einen eigenen Stempel. Außerdem ist die Klasse der Lamellibranchiaten durch die Genera *Corbicula* und *Leguminaia* bemerkenswert, sowie durch die ansehnliche Zahl Species der Gattung *Unio* (18) die dem Gebiet, speziell dem Seebecken Tiberias (16 Spec.), eigen sein dürften. Von den allgemein verbreiteten Genera sind auch die Limnaea durch reiche eigenartige Vertretung im nördlichen Wassergebiet des Orontes hervorzuheben, wogegen das Gebiet des Jordan der Limnaea beinahe ganz entbehrt.

Vertebraten sind mit Ausnahme der Fische des See Tiberias (23 Sp.) wenige Formen beobachtet worden.

Die Fauna speziell der 6 erforschten Seen stellt die Tabelle II dar.

Tabelle II. Fauna der Seen.												
	492 Homs	189 Tiberias	2,2 Hofleh	1020 Phiala	1376 Yamofoh	ca. 1540 Zeynia	492 Homs	189 Tiberias	2,2 Hofleh	1020 Phiala	1376 Yamofoh	1540 Zeynia
<i>Protozoa</i>												
<i>Rhizopoda</i>		2						1	1			
<i>Flagellata</i>				(1)				2	2			
<i>Dinoflagellata</i>	1	1	(1)									
<i>Cosenterata</i>								2	(1)	2		
<i>Spongia</i>		1	1									
<i>Vermes</i>								1	(1)			1
<i>Turbellaria</i>		(1)	(1)									
<i>Nematoda</i>		(1)										
<i>Rotatoria</i>	8	4	12	3	10							
<i>Annelida</i>	1	1	2	5								
<i>Bryozoa</i>	1	1	1									
<i>Arthropoda Crustacea</i>												
<i>Phyllopoda</i>						1						
<i>Cladocera</i>	5	6	3	4	2	2						
<i>Ostracoda</i>	1	1										
<i>Copepoda</i>	1	3	2	4	2	1						
<i>Amphipoda</i>	2	3	2									
<i>Isopoda</i>												
<i>Decapoda</i>												
<i>Arachnoidea</i>												
<i>Hydrachnida</i>												
<i>Insecta</i>												
<i>Hemiptera</i>												
<i>Dryopida</i>												
<i>Coleoptera</i>												
<i>Mollusca</i>												
<i>Lamellibranchiata</i>							6	16				
<i>Gasteropoda</i>							19	10	6	3	1	
<i>Vertebrata</i>												
<i>Pisces</i>							7	22	9		1	
<i>Amphibia</i>							2	2	2	2	1	1
<i>Reptilia</i>							1	2	2	1		
<i>Mammalia</i>										1?		
							57	80	50	30	17	9

1. Homs-See 492 m. tl. M. künstlich. 10,7 kmt. lang, 6,0 kmt. breit, 3—4 m tief.
2. Tiberias-See — 189 „unter„ Quellsee. 21,0 „ „ 9,5 „ „ 42 „ „
3. Hofleh-See 2,2 „ tl. „ Quellsee. 5,7 „ „ 4,8 „ „ 5 „ „
4. Phiala-See 1024 „ tl. „ Kratersee. 0,63 „ „ 0,48 „ „ 5,3 „ „
5. Yamofoh-See 1376 „ tl. „ Alpensee. 3,25 „ „ 1,0 „ „ 12—15 „ „
6. Zeynia-See (ca.) 1540 „ tl. „ Alpensee. 1,0 „ „ 0,5 „ „ 2—3,5 „ „

In allen 6 Seen finden sich: *Cladocera*, *Copepoda* und *Amphibia*; in 5 Seen: *Rotatoria* und *Gasteropoda*; nur in 4 Seen: *Annelides*, *Hemiptera*, *Pisces* und *Reptilia*.

Tabelle III.
Pelagische Fauna.

		Or	493 Homs	189 Tiberias	Jordan	2,3 Hedieh	1030 Palsala	1376 Yarnodnah	ss. 1400 Kaysia
Protozoa.	Flagellata.	Volvox spec.							
	Dinoflagellata.	Glenodinium spec.							
		Ceratium hirundinella O. F. Mil.							
Vermes.	Rotatoria.								
	Rhizota.	Floscularia Brachyura Brr., v. Dd.							
		Oecistes syriacus Brr., v. Dd.							
		spec.							
	Bdelloidea.	Rotifer forficatus Brr. v. Dd.							
	Ploima.	Asplanchna syrinx Ebg.							
		" priodonta Gss.							
		Asplanchnopus myrmeleö Ebg.							
		Synchaeta tremula Ebg.							
		" oblonga Gss.							
		Polyarthra platyptera Ebg.							
		Triarthra longicaeta Ebg.							
		Notops macrourus Brr. v. Dd.							
		Adoctyla verrucosa Brr. v. Dd.							
	Loricata.	Mastigocerca carinata Ebg.							
		" bicornis Ebg.							
		" bicristata Gss.							
		Dinocharis pocillum Ebg.							
		Euchlanis dilatata Ebg.							
		Cathypna luna Ebg.							
		" unguolata Gss.							
		Pterodina patina Ebg. var.							
		Brachionus urceolaris Ebg.							
		" caudatus Brr., v. Dd.							
		" Melhemi Brr., v. Dd.							
		Anuraea aculeata Ebg.							
		" valga Ebg.							
		" cochlearis Gss.							
		Notholca scapha Gss.							
		" orientalis Brr., v. Dd.							
	Scirtopoda.	Hexarthra polyptera Schm.							
Athropoda.	Crustacea.								
	Cladocera.	Daphnella brachyura Lv.							
		Daphnia longispina Ldg.							
		" lacustris Srs. var.							
		" Lumholzi Srs.							
		Ceriodaphnia reticulata Sar. var.							
		" quadrangula O. F. Mil.							
		" Rigaudi Reh.							
		Simocephalus vetulus O. F. M.							
		Bosmina cornuta Ir.							
		" longirostris Ldg.							
		Alona affinis Ldg.							
		" testudinaria Fsch.							
		" guttata Srs.							
		Chydorus sphaericus O. F. Mil.							
		Monospilus tenuirostris Fsch.							
	Copepoda.	Cyclops viridis Ir.							
		" serrulatus Fsch.							
		" Leuckarti Cls.							
		Diaptomus similis Brd.							
			13	15	16	12	14	1	

In den 3 höher gelegenen Seen sind nur die Rotatorien durch eine größere Zahl vertreten.

Bemerkenswert sind die 5 Anneliden des Phialasees:

Hirudo medicinalis var.

Dina Blaisi Bloh.

Glossiphonia bioculata Brg.

Placobdella catenigera M. F.

Limnatis nilotica Sv.

und das Vorkommen von *Emys caspica* in den Seen: Homs, Tiberias, Hoüleh und Phiala.

Am reichsten repräsentiert sind die *Pisces* (Tiberias), *Gasteropoden* (Homs und Tiberias), *Lamellibranchiaten* (Tiberias), *Rotatorien* (Hoüleh und Yamoûneh). Auffällige Vorkommnisse: *Chirocephalus diaphanus* Prv. im Zayniasee (1540).

Phoxinellus libani Lrt. „ Yamoûneh (1376).

Desiderata für spätere Untersuchungen: *Protozoa*, *Turbellaria*, *Nematoda*.

Tabelle III stellt die Zusammensetzung der pelagischen Fauna dar.

Das interessante Ergebnis lautet: In diesem Seengebiet sind eine große Zahl pelagische Tiere vorhanden die auch in den Seen Europas leben und eine kleinere Zahl Species wurden von Barrois entdeckt, die ganz neu sind.

Von Protozoen kam nur eine Form, das weitverbreitete *Ceratium hirundinella* Mlk. zur Bestimmung.

Rotatorien und *Entomostraken* (*Cladocera* und *Copepoda*) setzen auch hier die immer freischwimmende Tierwelt zusammen.

Von den gefundenen Entomostraken (17 Spec., 2 Var.) sind alle bis auf 1 neue Species und 2 neue Varietäten in der europäischen Fauna vertreten; bei den 28 Spec. und 1 Var. Rotatorien dagegen tritt ein anderes Verhältnis zu Tage, 8 Species sind ganz neu.

Die Vergleichung dieser Fauna der 6 Seen miteinander ergibt, dass sie sehr verschiedene Zusammensetzung aufweisen. Nur 3 Species: *Daphnia brachyura* Ev., *Boeckia cornuta* Ir., *Cyclops viridis* Ir., kommen in mehreren Seen und zwar nur in 3, die übrigen 43 Species finden sich nur in 2 oder nur in einem (34 Spec. 3 Var.) der Seen.

Etwas mehr als $\frac{1}{2}$ der Species beherbergen nur die 3 hochgelegenen Seen (ungefähr in der Höhe der Appenzellerseen am Säntis). Die neuen Species gehören den 3 tieferliegenden Seen an.

Dr. phil. Othm. Em. Imhof.

Max Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane.

(Siebzehntes Stück.)

Reste einer größeren Anzahl Vogelarten finden sich erst in der unteren Kreide. Am genauesten sind von denselben die amerikanischen Formen bekannt. Sie lassen mit viel größerer Sicherheit als die Reste der jurassischen Vögel erkennen, dass sie 2 ganz verschiedenen Typen von bezahnten Vögeln angehört haben, von denen die, einen *Odontornis* s. *Ichthyornithidae* (*Ichthyornis*, *Apatornis*), sich durch in Alveolen sitzende Zähne, biconcave Wirbel und gut entwickelte Flugfähigkeit, die anderen, die *Odontolcae* s. *Hesperornithidae* (*Hesperornis*, *Baptornis*),

durch Zähne in Furchen, sattelförmige Gelenkflächen der Wirbel und Fehlen der Flugfähigkeit auszeichnen. In England traten zu dieser Zeit die *Enaliornithidae* auf. Berücksichtigt man nun, dass das Skelett dieser verschiedenen Vögel, namentlich aber das der *Hesperornithidae* eine so hohe und spezialisierte Ausbildung aufweist, dass es in vieler Hinsicht kaum dem der meisten recenten Vögel nachsteht, und beachtet man weiter, dass wir Reste dieser Vögel nur wenigen Fundstätten — der marinen Region angehörig — verdanken, so darf man wohl daraus schließen, dass neben diesen Gruppen nicht nur eine große Anzahl von Zeitgenossen gelebt haben müssen, sondern daß ihnen auch eine reich und bunt entwickelte Vogelwelt vorausgegangen sein muss, welche für diese untereinander so abweichenden Formen Zwischenglieder aufzuweisen und auch über ihre verwandtschaftlichen und anderen Beziehungen Aufschluss zu geben im stande wäre. Nach den in der oberen Kreide gefundenen Extremitätenknochenresten hat Marsh folgende Gattungen als damals in Nordamerika existierend aufgestellt: *Graculavus*, *Laornis*, *Palaeotringa*, *Telmatornis*. Allerdings sind die Überreste, welche Marsh zur Aufstellung dieser Gruppen gedient, nur spärliche gewesen, deshalb sind noch weitere Funde zur genauen Feststellung der verwandtschaftlichen Beziehungen derselben untereinander unbedingt nötig.

Die Zahl der bekannten fossilen Vögel nimmt mit dem Tertiär- und Quartärsystem bedeutend zu. Auf die Resultate der von Cuvier, Owen, A. Milne-Edwards begonnenen und von vielen Forschern dann fortgesetzten Studien dieser Reste soll jedoch erst an einer späteren Stelle eingegangen werden.

Im Eocän war die Mannichfaltigkeit der Vögel eine sehr große, es gab unter ihnen auch Formen, die wahrscheinlich nach dem spezialisierten Typus jetzt lebender Abteilungen (*Impennes*, *Tubinares*, *Steganopades*, *Odontoglossae*, *Pelargo-Herodii* etc.) sich entwickelt hatten, andererseits kamen unter ihnen auch Arten vor, welche sich in keiner lebenden Familie unterbringen lassen, deren jetzige Nachkommen sich entweder sehr umgebildet haben müssen oder die später wahrscheinlich ausgestorben sind (*Macrornis*, *Megalornis*, *Diatryna*, *Dasornis*, *Gastornis*, *Ptenornis* etc. etc.). Meist fehlen diesen Vögeln die Zähne, nur *Argillornis* und z. T. auch *Gastornis* scheinen solche besessen zu haben. Noch mehr Ähnlichkeit mit der jetzigen Ornis weist das Miocän auf, denn während dieser Periode erreichten nicht nur die recenten Familien, welche im Eocän anfangen sich zu entwickeln, eine höhere Ausbildung, sondern es erscheinen während dieser Periode auch Repräsentanten neuer, heute noch existierender Abteilungen (*Laridae*, *Anseres*, *Ciconiidae*, *Ardeidae*, *Gruidae*, *Pteroclididae*, *Columbae*, *Psittacidae*, *Strigidae* etc.), und in manchen Fällen gelingt es bei ihnen sogar, die fossilen Formen auf lebende Genera zurückzuführen. Andererseits treten in dieser Pe-

riode auch Erscheinungen (wie *Hydrornis*, *Pelagornis*, *Palaelodus*, *Megaloscalornis* etc.) auf, die als ausgestorbene Übergangsformen zwischen noch jetzt lebenden Familien zu betrachten sein werden. Während des Pliocän und der Quartärzeit wird die Übereinstimmung zwischen den damals existierenden Vögeln und denen der Jetztzeit noch viel größer, denn eine solche ist nicht nur mit gegenwärtig lebenden Gattungen, sondern sogar mit recenten Arten festzustellen. Trotzdem gab es aber selbst im jüngsten Quartärsystem noch Vertreter heute völlig ausgestorbener Familien oder Subfamilien (*Aepyornithidae*, *Dinornithidae*, *Cnemornithidae*, *Aptornithidae*). Es kann diese Erscheinung aber auch gegenwärtig noch konstatiert werden, denn gewisse Ratiten, die *Rhinocerotidae*, manche *Columbidae*, *Psittacidae*, *Strigidae*, *Coccygomorphae* und *Passeres* gehen auch in der Jetztzeit ihrem Untergange entgegen.

In der Tertiärperiode fand eine Regelung der geographischen Verteilung der Vögel statt. Weil in der Eocän- und Miocänzeit in unseren Breiten ein tropisches und subtropisches Klima herrschte, lebten daselbst auch Vögel (*Struthionidae*, *Gypogeranidae*, *Trogonidae*, *Bucerotidae* etc.), welche gegenwärtig nur in den Tropen und deren nächster Nachbarschaft anzutreffen sind. In derselben Erdperiode, am Ende der Kreidezeit, vollzogen sich aber auch die Trennungen und Verbindungen der Kontinente (so z. B. am Ende der Kreide die Trennung Australiens von der Orientalischen Region, im Eocän die Madagaskars vom Äthiopischen Kontinent, im Miocän die Verbindung von Nord- und Südamerika). Alle diese Faktoren sind selbstverständlich auch für die Verteilung der Vögel von schwerwiegendem Einfluss gewesen.

Über den Wert der Paläontologie der Vögel für die Systematik derselben äussert sich nun F. etwa in folgender Weise. Trotzdem die bedeutungsvollen paläontologischen Funde von Resten uns betreffs der allgemeinen Systematik der Vögel und ihrer Beziehungen zu den Reptilien, sowie über manche Eigentümlichkeiten in der geographischen Verteilung in mehr als einer Hinsicht sehr wichtige Aufklärung ermöglichen, weichen dieselben für die speziellere Taxonomie und sichere Konstruktion des Stammbaumes der Vögel nicht aus. Es wäre aber trotzdem die Meinung, dass die Ornithologie mit der Paläontologie gar nichts zu thun habe, eine ganz falsche, es muss vielmehr jeder Ornitholog auch es als eine seiner Hauptaufgaben ansehen, für Gewinnung und Sichtung fossiler Reste der Vögel zu sorgen.

Seitdem Selater und Wallace in so überaus erfolgreicher Weise sich mit Tiergeographie beschäftigten, hat diese Wissenschaft eine sehr gewichtige Bedeutung erlangt und deshalb in neueren systematischen Arbeiten eine gerechte Würdigung erfahren. Diese hervorragende Stellung ist ihr aber nicht etwa dadurch zu Teil geworden, dass sie sich mit der Erforschung des Vorkommens des einen oder anderen

Tieres in dieser oder jener Gegend begnügt, sondern in erster Linie deshalb, weil sie die Frage zu beantworten sucht: Wo haben die verschiedenen Familien, Gattungen und Arten zuerst ihren Ursprung genommen, und welche Wege haben dieselben eingeschlagen, um von ihren Entstehungscentren aus bis zu ihren jetzigen Verbreitungsbezirken zu gelangen?" Indem die Tiergeographie die Beantwortung dieser Fragen als ihre Hauptaufgabe betrachtet, verfolgt sie dasselbe Ziel wie die Paläontologie. Beide Wissenschaften gehen deshalb Hand in Hand, müssen nach einem einheitlichen Plane arbeiten. Unsere Kenntnis der paläontologischen Geographie und Geschichte der Vögel ist aber verhältnismäßig noch sehr lückenhaft, weil jedoch andererseits die Säugetiere in der Hauptsache in ihrer Entwicklungszeit mit den Vögeln die meiste Ähnlichkeit aufweisen und infolge ihrer nur in einer gewissen Richtung und bis zu einem bestimmten Grade möglichen Bewegungsfähigkeit ziemlich sichere Schlüsse betreffs ihrer Wanderungen und der früheren territorialen Verbindungen und Trennungen gestatten, hat man diese Tierklasse bei solchen geographischen Bestimmungen vor allem sich zur Richtschnur genommen und die Vögel im räumlichen Sinne zu ihnen in gewisse Parallelen und Korrelation gebracht. Dadurch und infolge vorsichtiger Benutzung der geologischen und paläontologischen Kenntnisse war es möglich, ein, wenn im Detail auch noch nicht vollständig fertiges, wohl aber in den hauptsächlichsten Umrissen ziemlich sicheres Bild der Verbreitungsgeschichte der Vögel zu entwerfen. Auf dasselbe in ausführlicher Weise einzugehen, hält F. an dieser Stelle seines Werkes nicht für angezeigt. Er behandelt vielmehr daselbst nur die allgemeine Verbreitung einiger Familien (den *Impennes*, *Ratiten*, *Sumpfvögel*, *Crypturidae* mit *Opisthocomidae*, *Columbae*, *Psittaci*, *Pici*, *Trochilidae* und *Passeres*) und äussert sich darüber ungefähr in folgender Weise.

Die *Ratiten* sind mit Ausnahme von *Struthio*, welches Genus in die nördliche Hemisphäre hineinragt, nur über die südliche Halbkugel verbreitet und kommen überdies daselbst, abermals abgesehen von dem Heimat der *Psittacidae* und *Columbae* zu suchen. Allerdings hebt er daneben auch hervor, dass die *Stringopinae* jedenfalls mit ebenso wenig Recht als unveränderte erste psittacide Gattung angesehen werden dürfen wie irgend eine der lebenden *Columbae* und *Pteroclidae* als das Konterfei der gemeinsamen Urformen. Deshalb ist auch in diesem Falle eine wirkliche Entscheidung erst dann zu erwarten, wenn durch die Paläontologie die nötige Klarheit geschaffen worden ist.

Hinsichtlich der geographischen Beziehungen der *Accipitres*, *Strigidae* und *Coccygomorphae* schließt sich F. in der Hauptsache Wallace an, dergleichen auch betreffs der Ableitung der *Trochilidae* von primitiven aber noch unbekannten *Makrochires*, jedoch will F. den *Trochilidae* kein so hohes Alter zuerkennen als Wallace dies thut.

Unter den *Passeres*, der artenreichsten Familie, deren Vertreter nur in wenig arktischen und antarktischen Gegenden gänzlich fehlen, stellen die *Eurylaeminae* die primitivste Unterfamilie dar, schon einen höheren Rang nehmen dagegen die anderen *Passerinen* mit unvollkommen entwickelten Stimmuskelapparaten, (*Oligomyodi* resp. *Mesomyodi*, *Tracheophonae* etc.), am höchsten aber stehen die echten *Oscines* (*Akromyodi*). Die erste Gruppe, die *Eurylaeminae*, eine kleine aussterbende Subfamilie, bewohnt nur noch Hinterindien und die indomalayische Subregion, die übrigen *Oligomyodi* zeigen in der Alten Welt eine mäßige Entwicklungshöhe und Vertretung (die *Pittinae* leben hauptsächlich in der Orientalischen Region, die *Xenicinae* auf Neuseeland und die *Philepittinae* auf Madagaskar), hingegen kommen sie zu reicherer und mannigfaltigerer und höherer Entfaltung in der Neuen Welt. Die *Oscines* endlich — die überwiegende Masse aller *Passeres* umfassend — sind in toto kosmopolitisch. Fossile Reste von *Passeres* kennt man schon aus dem Eocän; die ältesten derselben rühren wahrscheinlich von *Protornis* her; etwas jüngere stammen von *Palaegithalus* und *Laurillardia*. Die beiden letzten Formen sind wahrscheinlich zu den *Oligomyodi* zu rechnen. F. stellt nun unter Berücksichtigung des anatomischen Baues und der geographischen Verbreitung folgende auf die Entwicklung der *Passeres* bezug habende Sätze auf: 1) Die Geburtszeit der *Passeres* fiel in die Secundärperiode und ihre Geburtsstätte lag vielleicht in der orientalischen Region (die *Eurylaeminae* repräsentieren die Reste jener Ureltern). 2) Infolge ihrer höheren Entfaltung und raschen Vermehrung am Ende der Sekundär- und am Anfange der Tertiärzeit wurden die *Passeres* zu Wanderungen nach allen Richtungen und zu einer successiven Ausbreitung über die damals noch unter tropischem Klima stehenden Erde veranlaßt, durch diese Wanderungen wurde die orientalische Region und die angrenzenden Gebiete besiedelt und von da aus erstreckten sich diese Züge in südöstlicher (*Xenicinae*), westlicher und südwestlicher (*Pittinae*, *Philepittinae*) und nordwestlicher Richtung und gelangten wahrscheinlich über Westasien und Afrika verbreiteten Genus *Struthio*, in nur ziemlich abgegrenzten Gebieten vor: *Rhea* im Süden von Südamerika, *Dromaeus* in Neu-Holland, *Casuarus* hauptsächlich im austro-malayischen Gebiet, *Apteryx* und die vor kurzem ausgestorbenen *Dinornithidae* in Neuseeland, *Aepyornis* endlich in Madagaskar.

Huxley hat zu seiner Einteilung der Erde in Arktogaea (Europa, Afrika, den grössten Teil Asiens und Nordamerika umfassend) und Notogaea aus Südamerika, (Austro-Columbia), der Australischen Region von Wallace (Austral-Asia) und Neuseeland bestehend, neben anderen Vögeln und Säugetieren auch die Strauße als Grundlage dafür benutzt und rechnet dieselben, ausgenommen den arctogäischen Strauß, zur Notogaea. Obwohl diese Klassifikation vieles für sich hat, so sprechen

doch manche Thatsachen, darunter in erster Linie die paläontologischen Funde, so z. B. die zahlreichen Reste von weiteren arctogäischen Ratiten wie *Hesperornis*, *Baptornis*, *Macrornis*, *Megalornis* und ratitenähnlichen Riesenvögeln (*Gastornis*, *Dasornis*, *Diatrynia*) in der Kreide und im Eocän dagegen und beweisen, dass mehrere der bei Huxley in Betracht kommenden Ratiten nicht von Anfang an diese isolierten Stellungen eingenommen haben, sondern denselben in früherer Zeit eine viel umfangreichere räumliche Ausdehnung und größere Entfaltung der Arten zugekommen sein muss.

Wie die meisten sich durch Armut an Gattungen und Arten auszeichnenden Familien, so sind auch die heute noch existierenden Ratiten unzweifelhaft im Aussterben begriffen. Freilich repräsentieren sie keine Familie im rechten Sinne, sondern eine Kongregation von sehr verschiedenen Gruppen, was neben vielen anderen Forschern selbst Huxley annimmt und auch F. durch seine anatomischen Untersuchungen in allen Punkten bestätigen konnte. Die Divergenzen dieser Formen untereinander sind so groß, daß ihr gemeinsamer Ausgangspunkt, vorausgesetzt, dass sie den Carinaten gegenüber einen speziellen Stammvater hatten, noch vor dem Jura zu suchen ist. Damit verliert natürlich das tertiäre Zusammenleben in der australischen und den benachbarten Regionen viel von seiner genealogischen Bedeutung, denn von jener Zeit stand ihre eigentliche Wiege um eine Entfernung von Millionen von Jahren ab. Ähnliches gilt für das neotropische Vorkommen von *Rhea* den andern paläontologischen Ratiten gegenüber, denn er unterscheidet sich in vielfacher Hinsicht von *Struthio* (die Ähnlichkeit zwischen beiden gleicht mehr einer Isomorphie als andern), und derselbe Prozess, welcher in der Alten Welt *Struthio* aus einem carinatenartigen Vorfahren durch Reduktion der Flugfähigkeit entstehen ließ, mag in der Neuen Welt die Ursache zur Entwicklung von *Rhea* gewesen sein.

Betreffs der *Impennes* stellt F. folgende Erörterungen an. Die Heimat dieser ausgeprägten flugunfähigen Vögel bilden neben mehreren Inseln und sonstigen Gegenden der südlichen Erdhälfte gegenwärtig hauptsächlich die antarktischen Regionen. Durch Eisberge und Strömungen sind sie nach und nach von den letzteren auf die ersteren gekommen, wie A. Milne-Edwards unzweifelhaft nachgewiesen. Wie sie in ihre ursprüngliche Heimat gelangt, sucht F. in folgender Weise zu beantworten. Viele Autoren vereinigen zwar die *Impennes* mit den *Alcidae*, *Colymbidae* und *Podicipidae* zu einer besonderen Gruppe, den *Urinatores* s. *Pygopodes* s. *Pteropteri*. Dies geschieht aber mit Unrecht, denn die *Impennes* haben mit diesen Abteilungen nichts gemein, sondern sind so eigenartig entwickelt, dass sie sich von anderen Schwimmvögeln erheblich verschieden zeigen; einige Forscher sind infolge dieses Umstandes zu der Ansicht gekom-

men, dass sie sich in außerordentlich früher paläontologischer Zeit — als bei den Vorfahren der Vögel die Metatarsen noch nicht zur Vereinigung gekommen — von den andern Vögeln trennten. F. kann aber diesen Anschauungen nicht beipflichten, er sieht vielmehr die *Impennes* trotz ihrer Flugunfähigkeit, die ja bei den *Passeres* und noch mehr bei den unzweifelhaft mit den *Laridae* verwandten *Alcidae* auch un-
gemein wechselt, als ursprünglich den *Tubinares* nahestehend an, zumal diese Gruppe bei ihrer geographischen Verbreitung die südliche Erdhälfte auffallend bevorzugt, ja sogar zahlreiche Vertreter von ihr in den antarktischen Regionen selbst leben. Infolge dieser Erscheinung ist F. der Meinung, dass die anfangs mit gutem Flugvermögen ausgestatteten *Impennes* allmählig aus geringern Breiten der südlichen Halbkugel sich nach den antarktischen Gegenden verbreitet haben, dort reichliche und ziemlich leicht zu erlangende Nahrung fanden und dadurch veranlaßt wurden, ein Meeresleben zu führen, deshalb ihr Tauchvermögen mehr und mehr zur Entwicklung kam, ihre Flugfähigkeit aber im Verhältnis dazu zurückgebildet wurde und endlich ganz verloren ging, aber sie durch diese Differenzierung zugleich in den Stand gesetzt wurden, später, als über ihre Wohnplätze größere Wassermengen und glaziale Zeiten hereinbrachen, nach wärmeren Regionen zurückzukehren, was, wie schon eingangs erwähnt wurde, viele mit Hilfe treibender Eismassen thaten.

Ganz bedeutende Schwierigkeiten verursacht die Feststellung der geographischen Verbreitung der Sumpfvögel, und zwar deshalb, weil unter ihnen neben Abteilungen mit fast kosmopolitischen Charakter (*Odontoglossae*, *Pelargo-Herodii*, *Gruidae*, *Fulicariae* etc.) auch mehrere Familien von geringer Ausdehnung und überdies arm an Arten sich finden, deren Ableitung deshalb schwierig ist (*Palamedeidae*, *Eurypigidae*, *Psophiidae* etc.). Aller Wahrscheinlichkeit nach sind dies im Aussterben begriffene Familien, welche Annahme übrigens auch anatomische Untersuchungen bestätigen. Genauen Aufschluss über diese Verhältnisse werden wir aber sicher durch die Paläontologie erhalten. Als Thatsache kann jedoch heute schon angenommen werden, dass die *Xulicariae* eine sehr alte Familie darstellen und einstmals bessere Flieger waren, ferner, dass flugschwache resp. flugunfähige Formen dieser Familie (wie *Notornis*, *Ocydromus*, *Leguatia*, *Aphanapteryx* etc.) sich auf Grund örtlicher Verhältnisse differenziert haben. Die *Crypturidae*, wie aus ihrem anatomischen Bau sich ergibt, ebenfalls eine Familie von hohem Alter und in mehr als einer Hinsicht an die *Hemipodiidae* und *Mesitidae*, sowie an die *Galli*, *Apterygidae* und *Dinornithidae* erinnernd, haben unstreitig auch eine lange Entwicklung durchlaufen, deren Phasen aber ebenfalls die Paläontologie erst enthüllen muss.

Hauptsächlich seine anatomischen Untersuchungen haben F. betreffs

der *Galli* zu der Annahme veranlaßt, daß die primitiveren Formen derselben den heutigen *Megapodiidae* vielleicht ziemlich nahestehend, in sehr früher Zeit bereits in größerer räumlicher Ausdehnung, aber nur in nicht zahlreichen Arten und außerdem wohl ziemlich vereinzelt auf der Erde zerstreut waren und sich deshalb nach der bald darauf stattfindenden Abtrennung Australiens und Südamerikas von den nördlichen Kontinenten diesseits und jenseits der Trennungslinie befanden. Wie F. sich die Weiterentwicklung dieser Formen vorstellt, deutet er dann kurz an, erinnert aber auch zugleich daran, dass zur Sicherung seiner Auffassung ebenfalls weitere paläontologische Funde noch unbedingt erforderlich sind.

Für die *Columbae*, *Psittacidae* und *Pterocles*, welche hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung zwar etwas von einander abweichen — die beiden ersten Gruppen gehören hauptsächlich dem austro-malaischen und polynesischen Inselgebiet, Südamerika und Westindien, die *Pteroclididae* dagegen in erster Linie Afrika, den Steppen Südeuropas und Asiens an — aber in ihrem anatomischen Bau einen recht spezialisierten Eindruck machen und überdies ihre im Miocän gefundenen Reste nicht erheblich von den Gattungen *Psittacus*, *Columba* und *Pterocles* abweichen, dürfte es wohl unmöglich sein, ihre Geburtsstätte und ursprüngliche Heimat sicher festzustellen. Während Wallace dieselbe in die orientalische Region verlegt, und das jetzige Überwiegen der Papageien in der australischen Region als Folge besonders günstiger Lebensbedingungen in denselben ansieht, glaubt Reichenow in Australien die erste Heimat dieser Gruppe suchen zu müssen, weil dort die primitivsten Formen, die *Stringopinae* und *Cacatuinae* heimisch sind; ferner glaubt dieser Forscher durch eine von da aus nach O und N. gerichteten Wanderung sei dann Polynesien und die indischen Inseln, durch eine westwärts gerichtete Afrika und Südamerika bevölkert worden. Auch F. ist geneigt, in erster Linie im Bereiche derjenigen Länder, wo die primitivsten Formen und daneben die zahlreichsten spezialisierten Gattungen sich finden, die nächstliegende auf mehrfachen nördlichen und südlichen Wanderstraßen bis nach Amerika, um hier hauptsächlich in der neotropischen Region zu großer Blüte sich zu entfalten. 3) Die *Oscines* gelangten erst am Ende des Eocän oder am Anfange des Miocän, und zwar mit der Ausbildung der jetzigen Wälder zur höchsten Differenzierung, diese fand wahrscheinlich auch in der orientalischen Region statt, von wo aus sie sich über fast die ganze Erde und zuletzt über das neotropische Amerika verbreiteten. Die jährlichen Wanderungen der Vögel — durch den Ernährungstrieb anererbte Gewohnheiten und im Herbst hauptsächlich tropenwärts, im Frühjahr dagegen polwärts, z. T. aber auch von O nach W und umgekehrt gerichtet — gewähren ebenfalls bei Anwendung mit der nötigen Vorsicht manche nicht ganz wertlose

Rückschlüsse auf die Vergangenheit und ermöglichen manche Folgerung für die Zukunft.

Systematischer Aufbau (Systeme und Stammbäume).

Während man bei der Aufstellung der alten Systeme der Tiere und speziell der Vögel, dieselben entweder in einer Linie oder in verschiedenen Reihen (Parallelreihen) gruppierte und später diese zu symmetrischen Systemen zusammenstellte, wird seit der Neubelebung der Descendenztheorie bei systematischen Arbeiten nicht mehr das Hauptgewicht auf die mehr oder weniger große Ähnlichkeit der organischen Wesen untereinander gelegt, sondern es kommen in erster Linie die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen in Betracht, welche die einzelnen Arten, Gattungen und Familien durch die Bande des Blutes und der gemeinsamen Abstammung von einem ersten Verfahren mit einander verknüpfen. An Stelle der ein- und mehrreihigen Systeme sind die Stammbäume getreten, bei denen die centralen Aeste und der Stamm die ganze phylogenetische Geschichte, die oberflächlichen Endverästelungen die gegenwärtige Stellung der jetzt lebenden Formen repräsentieren. Bei dieser Art von Systematik ist selbstverständlich die Paläontologie an erster Stelle von schwerwiegender Bedeutung. Leider sind die hier maßgebenden paläontologischen Befunde noch sehr unvollkommen, sodass ein ausreichend durch sie gestützter Stammbaum der Vögel noch ganz unmöglich ist, und auch noch ein langer Zeitraum vergehen dürfte, ehe ein solches Ziel vollkommen erreicht werden kann.

Dr. F. Helm.

Der III. internationale Kongress für Psychologie wird in München (4. bis 7. August 1896) stattfinden.

Die Eröffnung findet Dienstag den 4. August 1896 Vormittags in der grossen Aula der kgl. Universität statt. Zur Teilnahme an den Sitzungen des Kongresses sind eingeladen Gelehrte und gebildete Personen, welche für die Förderung der Psychologie und für die Pflege persönlicher Beziehungen unter den Psychologen verschiedener Nationalitäten Interesse hegen. Weibliche Mitglieder des Kongresses geniessen dieselben Rechte wie die männlichen. Anmeldungen von Vorträgen und für die Teilnahme an dem Kongress sind vor Beginn des Kongresses einzusenden an das Sekretariat (München, Bayern, Max Josephstrasse 2, Parterre). Für die Teilnahme an den Sitzungen des Kongresses sind 15 Mark (in österr. Währung 9 Gulden) zu entrichten. Als Kongresssprachen gelten deutsch, französisch, englisch und italienisch. Der Kongress erledigt seine Arbeiten in allgemeinen Sitzungen und Sektionssitzungen. Die Einteilung der Sektionen richtet sich nach Massgabe der angemeldeten Vorträge. Die Sitzungen finden in den Räumen der kgl. Universität statt.

Arbeitsprogramm.

I. Psychophysiologie. Auskunft erteilen: Professor Rüdinger, Prof. Graetz, Privatdozent Dr. Cremer. a) Anatomie und Physiologie des Gehirns und der Sinnesorgane (körperliche Grundlagen des Seelenlebens); Formentwicklung der Nervencentren, Lokalisations- und Neuronenlehre, Leitungsbahnen und Bau des Gehirns; psychologische Funktion der Centralteile, Reflexe, Automatismus, Innervation, spezifische Energien. b) Psychophysik. Zusammenhang physischer Vorgänge mit psychischen, psychophysische Methodik, Fechner's Gesetz, Sinnesphysiologie (Muskelsinn, Hautsinn, Gehörs- und Lichtempfindung (audition colorée), psychische Wirkungen bestimmter Agentien (Arzneistoffe) Reaktionszeiten, Messung vegetativer Reaktionen (Atmung, Puls, Muskelermüdung).

II. Psychologie des normalen Individuums. Auskunft erteilen: Prof. Lipps, Privatdozent Dr. Cornelius, Dr. Weinmann. Aufgaben, Methoden, Hilfsmittel, Beobachtung und Experiment — Psychologie der Sinnesempfindungen, Empfindung und Vorstellung, Gedächtnis und Reproduktion — Assoziationsgesetze, Verschmelzung — Bewusstsein und Unbewusstes, Aufmerksamkeit, Gewohnheit, Erwartung, Übung — Raumschauung des Gesichts, des Getasts, der übrigen Sinne, Tiefenbewusstsein, geometrisch optische Täuschungen, Zeitschauung. Erkenntnislehre — Phantasiethätigkeit — Gefühlslehre, Gefühl und Empfindung, sinnliche, ästhetische, ethische und logische Gefühle, Affekte, Gefühlsgesetze, Willenslehre, Willensgefühl und Willenshandlung, Ausdrucksbewegungen, Thatsachen der Ethik — Selbstbewusstsein, Entwicklung der Persönlichkeit, individuelle Verschiedenheiten derselben. Hypnotismus, Suggestionenlehre, normaler Schlaf, Traumleben — psychischer Automatismus, forensische und pädagogische Bedeutung der Suggestion, pädagogische Psychologie.

III. Psychopathologie. Auskunft erteilen: Prof. Dr. Grashey, Dr. Frhr. v. Schrenck-Notzing, Herr Edmund Parish. Bedeutung der Erblichkeit auf psycho-pathologischem Gebiet, Statistisches, Frage nach Vererbung erworbener Eigenschaften, psychische Beziehungen (leibliche und seelische Vererbung). Erscheinungen der Entartung (Degeneration) psychopathische Minderwertigkeit, Entartung und Genie. Sittliche und soziale Bedeutung der Erblichkeit. Beziehungen der Psychologie zum Kriminalrecht. Psychopathologie der Sexualempfindungen. Große Neurosen (Hysterie, Epilepsie). Alternierende Bewusstseinszustände, psychische Ansteckung, pathologische Seite des Hypnotismus, pathologische Schlafzustände. Psychotherapie, praktische Anwendung der Suggestion zu Heilzwecken. Verwandte Erscheinungen: Suggestion mentale, Telepathie, psychischer Transfert, internationale Hallucinationsstatistik. Einschlägiges aus dem Gebiete der Psychiatrie, wie Sinnestäuschungen, Zwangsvorstellungen, Aphasie und Verwandtes.

IV. Vergleichende Psychologie. Auskunft erteilen: Prof. Dr. Ranke, Dr. G. Hirth, Dr. Vogt. Moralstatistisches. Seelenleben des Kindes. Die psychischen Funktionen der Tiere. Völkerpsychologie und anthropologische Psychologie. Vergleichende Sprach- und Schriftforschung in ihrer Beziehung zur Psychologie.

Verlag von Eduard Besold (Arthur Georgi) in Leipzig. — Druck der kgl. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Alphabetisches Namen-Register.

- Adamkiewicz 685 fg., 705.
 Adler 742 fg., 799 fg.
 Adlerz 608, 611 fg., 629.
 Agassiz 307, 508.
 Ahlborn 114.
 Alexandrow 376.
 Allmann 496.
 Am Stein 506.
 André E. 608, 760.
 Apstein 93.
 Areschoug 756.
 Arloing 101.
 Arnaud 426.
 Askenasy 766 fg.
- v. Baer R. E. 492.
 Balbiani 677 fg.
 Barkow 400.
 Barrois 869 fg.
 de Bary 754.
 Bassenge 444.
 Baur 394.
 Beddard 349.
 Behring 519.
 Berg 126.
 Bergh 231.
 Berthold 10.
 Berzelius 787.
 Bethe 303.
 Beyerinck 742 fg., 753,
 799 fg.
 Biedermann 588.
 Bilfinger 603.
 Billroth 721, 755.
 Binswanger 352.
 Birge 686 fg.
- Blackmann 535.
 Blainville 478.
 Blanchard 410, 506.
 Blan 450.
 Blochmann 14, 400.
 Blunt 103.
 Boas 79.
 Boettger 527.
 Bonnier 760.
 Borell 685.
 Born 735.
 Böttger 134 fg.
 Boulenger 127 fg., 173.
 Bouvier 223.
 Braem 476.
 Brandes 23.
 Brandis 459.
 Brauell 678.
 Braun, Al. 763.
 Braun 21, 22 fg., 118.
 Brehm 448.
 Brenning 526 fg.
 Brieger 98, 102.
 Brokmeier 410.
 Brooks 831.
 Brücke 300.
 Brun 409, 506.
 Buchner 98, 103 fg., 557.
 Buckmaster 96.
 Bunge 261.
 Burmeister 479.
 Bütsen 737.
 Butler 349.
 Bütschli 267 fg.
- Calloni 506.
 Carrière 123.
- Castracane 409.
 Celli 679.
 Chamberlant 789.
 Chapuis 334.
 Charrin 97.
 Chauveau 789.
 Chevreux 870.
 Christ 454 fg.
 Chun 44, 140, 236, 329,
 414, 476.
 Cohn 417, 676.
 Cohn, Gg. 102.
 Constantin 756 fg.
 Coppet 377.
 Cornalia 677, 789.
 Cornil 685.
 Councilman 680.
 Courmont 101.
 Cuénot 393 fg.
 Cunningham 206.
 Cuvier 874.
- v. Daday 870.
 Dall 220 fg.
 Dalla Torre 506.
 Danielssen 395.
 Darier 685.
 Darwin 333 fg., 572, 738,
 799.
 Darwin, F. 39.
 Dautzenberg 870.
 Davaine 677 fg., 789.
 Davenport 327, 476.
 Davy 259.
 Deregibus 527.
 Dewitz 627.

- Dieudonné 104 fg.
 Dogiel 143 fg.
 Donné 677.
 Downes 103.
 Doyère 772.
 Doyon 101.
 Dressler 683.
 Dreyer 309.
 Driesch 292, 305 fg., 488,
 537, 539, 567, 721, 732 fg.,
 793, 850.
 Drouët 869.
 Drüscher 847.
 Dubois 592.
 Dufour 729.
 Dugès 527.
 Dujardin 284.
 Dutrochet 36.

 Eckstein 795.
 Ehrenberg 506, 602.
 Ehrlich 143.
 Eichhorn 572.
 Eimer 67, 345, 638, 665 fg.
 Emery 608, 621, 642.
 Emmerich 686.
 Engelmann 108, 532.
 Engler 455.
 Erné 120.
 Eschholz 140.
 Eyton 478.

 Famintzin 273.
 Farner 203.
 Fatio 506.
 Faussek 123.
 Favre 506.
 Faxon 508.
 Fennek 345.
 Fermi 99.
 Ferrier 355, 403.
 Fiala 450.
 Fick, L. 690.
 Fillipi 189.
 Fischer 107, 233, 506,
 658 fg.
 Fischer, B. 444.

 Fischer, Emil 298.
 v. Fischer, Joh. 75.
 Flower 203.
 Foà 685.
 Focke 821.
 Forbes 400.
 Forel 89 fg., 445, 607 fg.,
 624 fg., 644 fg.
 Förster, A. 617.
 Francé 353, 602.
 Frank 10, 35, 43, 448,
 728 fg.
 Fränkel 98.
 Fritsch 897.
 Fuhrmann 410.
 Fürbringer 239, 398, 477 fg.,
 873.

 Galeotti 109.
 Gall 356.
 Gamaleja 96.
 Ganglbauer 719.
 Garbini 411.
 Garrod 400.
 Garbowski 662 fg.
 Garmand 508.
 Gaspard 96.
 Gegenbaur 140, 479.
 Geppert 520.
 Gerlach 427.
 Giacomini 125.
 Gley 99.
 Goebel 723 fg., 762.
 Goette 290, 537.
 Gomperts 694.
 Goppelsröder 76.
 Gosse 602 fg.
 Grancher 791.
 Gray 228.
 Greef 772.
 Greeff 573.
 Grenacher 52.
 Griesinger 352.
 Grube 298, 394.
 Gruber 541, 573.
 Guarneri 680.
 Gubler 682 fg.
 de Guerne 508.
 Guinochet 99.

 Haacke 323, 537.
 Haase 666.
 Habich 672.
 Häcker V. 52.
 Haddon 864.
 Hake 682.
 Häckel 95, 433 fg., 479,
 487 fg., 538, 565, 573,
 675, 872.
 Haller 506.
 Haller, Béla 220, 860 fg.
 Hamann 391 fg.
 Hanan 706.
 Hanseemann 685.
 Hansen 273, 426, 787.
 Hanstein 192, 302.
 Harting 273.
 Hassel 677.
 Hatschek 185, 864.
 Heer 506.
 Hegar 343.
 Hegler 739.
 Heider 52, 439.
 Heider, K. 831 fg.
 Hellriegel 448.
 Henle 332.
 Hensen 380, 413.
 Hérouard 395.
 Hertwig, O. 50 fg., 81 fg.,
 88 fg., 150, 286, 312,
 428, 488, 537, 566, 571,
 777 fg., 805 fg.
 Hertwig, R. 52, 140 fg.,
 428, 466 fg.
 Hesse 26, R. 217.
 Heude 9.
 Heuscher 506.
 v. Heyden 32.
 Hickson 439.
 Hildebrand 755.
 Hjort 430, 803.
 His 124, 330.
 van t'Hoff 857.
 Hogg 478.
 Hoppe-Seyler 652.
 Huber, Peter 606.
 Hudson 602 fg.
 Hutinel 647.
 Huxley, J. H. 495,
 877 fg.

- Jäger, Gustav 69.
 Jäkel 841 fg.
 Jander 24.
 Janger 396.
 Jeuner - Weir 348.
 v. Ihering 236, 619.
 Imhof 506.
 Immendorf 426.
 Johow 756.
 Jourdan 395.
 Istranffi 847.

 Kartulis 680.
 Karsten 767 fg.
 Kauffmann 773.
 Keller J. 441.
 Kerner 756, 825.
 Kerner v. Marilaun 43.
 Killias 506.
 Kirchhoff 309.
 Kitasato 102.
 Klebahn 114. 409.
 Klebs 410.
 Kleinenberg 437, 561.
 Klene P. 635.
 Koch 520, Rob. 678, 788.
 Kohl F. G. 593 fg., 757,
 802.
 Kochs 373.
 Kölliker 144.
 Koken 235, 842 fg
 Koren 395.
 Korotneff 685, 831 fg.
 Korschelt 438, 439.
 Kossiakoff 109.
 Kowalewsky 93, 140, 390,
 496.
 Kraus G. 598.
 Krause 409.
 Krukenberg 419 fg.
 Kruse 680.
 Kühne 389, 419 fg.
 Kutzing 787.

 Lacaze - Duthiers 742.
 Lahousse 745.
 Langdon 14.
 Lafour 787.
 Lankester 467 fg., 497.
 Lauterborn 602, 772.

 Laveran 679.
 Lavoisier 185, 650.
 Leeuwenhoek 676.
 Leitgeb 726, 732, 799, 825.
 Lemmermann 409.
 Lenhossék 14, 23.
 Lereboullet 400.
 Leuckart 22, 140, 683, 831.
 Leydig 394, 677.
 Liebig 787.
 Lister 678, 788.
 Loeb 312 fg.
 Loew 559.
 Löffler 98.
 Loos 21 fg.
 Lothelier 756.
 Lovén, Hedvig 533.
 Lubbok 644 fg.
 Luciani 355, 403.
 Ludwig 397, Karl 689 fg.
 Lúgaro 749.
 Lutz 506, 680.

 Macfadyen 98.
 Mach 306.
 Mahnke 336.
 Malassez 685.
 Malmsten 677.
 Malpighi 742.
 Maly 419 fg., 450.
 Marchand 685.
 Marchi 408.
 Marchiafava 679.
 Marsch 480, 874.
 Marschall 415.
 Martin 647.
 Matthes Max 647.
 Mayer 400, A. 447, R. 41.
 Mc Rab 738.
 Meckel 498.
 Meinert 608.
 Meissner 11.
 Mendelsohn M. 556.
 Mer 767.
 Mertens 140.
 Merrifield 664.
 Metschnikoff 307 fg., 438,
 496, 685.
 Meunreille 789.

 Meyer 36.
 Meyer, A. B. 136.
 Meyer, Herm. 741.
 Meyer, R. 520.
 Michaëlsen 26 fg.
 Millardet 424.
 Milne Edwards 874 fg.
 Mingazzini 408.
 Minot Ch. S. 571.
 Mitscherlich 786.
 Mirbel 725.
 Möbius 1.
 Mohl 737.
 Molisch 535.
 Monier 508.
 Monticelli 22.
 Morgan 322.
 Moser 693.
 Müller, Fritz 498, 738.
 Müller, Herm. 78.
 Müller, Joh. 588 fg.
 Müller, Joseph 256.
 Müller-Thurgau 39.
 Müller, W. 479.

 Nagel W. A. 79, 304.
 Nägeli 291, 309, 488.
 Naudin 738.
 Neisser 685.
 Nencki 97.
 Newman 479.
 Newton 478.
 Nickerl O. 818.
 Niemack 144.
 Nils-Sjöbring 685.
 Nocar 789.
 Nöggerath 685.
 Noll 11, 254, 327, 594,
 600, 727 fg., 819.
 Notnagel 356.
 Nowak 651.
 Nusbaum 236.
 Nussbaum 573, 578.

 Ogneff 745.
 Oken 479, 498.
 Overbeck 424.
 Owen 479, 501, 874.

Pander Chr. 491.	Rosenthal, J. 588, 653 fg.	Schulze, O. 736.
Panum 96.	Rosenvinge 728, 735.	Schwalbe 62.
Parker 302, 479.	Rössler 667.	Schwann 332, 787.
Paschutin 96.	Rossmann 766.	Schweigiger-Seidel 691.
Pasquale 680.	Rotter 524.	Sclater 875.
Pasteur 677 fg., 785 fg.	Roux 82, 98, 308, 323,	Sedgwick 335, 585.
Pavy 298.	539, 481, 508 fg., 735,	Seegen 651.
Peirce G. J. 737.	741, 789, 846.	Seeley 480.
Pelseneer 229, 234, 863 fg.	Rudolphi 590.	Seitz Ad. 668.
Peracca 527.	Rudorff 377.	Selenka 307, 438.
Perls 683.	Ruffer 685.	Seman 392 fg.
Perty 506, 676.	Ruppertsberger 31 fg.	Semper 391 fg.
Pesch, Tilmann 646.	Russel 445.	Sendtner 459.
Pettenkofer 650.	Rütimeyer 93, 513.	Settegast 333 fg.
Peyritsch 754, 801.		Sevestre 647.
Pfeffer 41 fg., 146, 277,		Seybert 96.
710, 722 fg., 799, 819 fg.	Sabanejew 376.	Simroth 236, 411.
Pfeiffer, L. 680 fg., 705.	Sachs 11, 36, 39.	Skorikow 602.
Pfäuger 313, 735.	Sachs, J. 529, 596, 727,	Smirnow 14, 23.
Pick 730.	755, 797, 820.	Smith 608.
Pilsbry 864.	Sahlberg 32.	Söderström, Edla 530
Pintner 22.	Salensky 831 fg.	Sollas 278.
Plate 233.	Salvenmoser 696.	Solms 744.
Plateau 348.	Samassa 141 fg.	Sondakewitsch 685.
Platen 772.	Sarasin, F. 193, 257.	Spencer 82, 88 fg., 333 fg.,
Podwysozki 685.	Sarasin, P. 192, 257.	569, 638.
Pollender 678, 789.	Sasaki 52.	Speyer 672.
Pouilly le Fort 790.	Sattler 683.	Spierig 520.
Poulton 349, 666.	Sawtschenko 685.	Spitzer 815.
Preyer 643.	Schäffer, J. 520.	Spuler 666.
Prouho 432.	Schaper 749.	Stahl 728 fg., 787.
Pruvot 867.	Schenk 254, 761 fg.	Stahl, E. 535.
	Schenkling, Sigm. 655.	Standfuss 658 fg.
	Scheuerlen 684.	Standingier 659.
Ramon y Cajal 748 fg.	Schierholz 115.	Steinhaus 685.
Ranke 638.	Schilde 657.	Stephan 692.
Raoult 377.	Schimkewitsch 32, 391.	Stich 96.
Rathke 347, 495.	Schimper 254.	Stingelin 414.
Rechinger 325.	Sching 451.	Strasburger 254, 316.
Régimbart 869.	Schmidt 116 fg.	Ströbe 685.
Regnault 650.	Schmidt, Alex. 694.	Strodtmann 409 fg.
Reiset 650.	Schmidt, F. 473.	Sundevall 479.
Ramak 495.	Schmidtlein 95.	Susta 847.
Retzius 14, 23 fg.	Schneider 24.	
Rhode Fr. 352.	Schröder 666 fg.	
Richard 869 fg., J. 508.	Schuberg 25	Tauscher 395
Richter 37, 409.	Schultze, Fritz 645.	Thiele 221, 859 fg.
Rodier 12.	Schultze, M. 284.	Thiry 692.
Roger 614.	Schulz, A. 213.	Thoma 684.
Romanes, G. J. 81, 333 fg.	Schulze, F. E. 52.	Thomson 432.

Thurau, F. 671.	de Vries 291, 316, 488,	Wiesner 39, 159, 277, 535,
Tommasini 528.	562, 593.	600.
Topsent 869.	Vulpian 357.	Will 14.
Toussaint 789.		Wille 530.
Trambusti 109.		de Willis 787.
Transtedt 93.	Wachtl 744.	Wilson 292, 322 fg., 539.
Treub 740.	v. Wagner 606, 611.	Winternitz 557.
Tschirch 532, 756.	Wagner 677.	Wolff, K. F. 491.
Turner 206 fg., 356 fg., 406.	Walker 608, 685.	Wooldridge 692 fg.
	Wallace 75, 348, 875 fg.	Wortmann 594, 600.
	Walter, E. 41 fg., 411, 847.	Wundt W. 642.
	Wasmann 191, 608, 629.	
Ude 25.	Watson 400.	Yersin 98.
Ule 409.	Weber 506.	Yung 255.
Uschinsky 98.	Wedl 677.	
	Wegmann 860.	
	Weismann 44 fg., 81 fg.,	Zacharias 216, 408 fg., 517.
	145 fg., 184 fg., 256 fg.,	Zapf 418 fg.
Variot 647.	333 fg., 481 fg., 537 fg.,	Zernecke 14 fg.
Vejdovski 30.	561 fg., 571 fg., 586,	Ziegler 685, 741.
Verworn 144, 541, 587.	611, 621, 629 fg., 657 fg.,	Zimmermann 726.
Virchow 200.	666, 778, 801, 806.	Zittel 840 fg.
Vöchting 39, 325, 723 fg.	Weltner 380.	Zograf 22 fg.
Vogelsang 274.	Wickham 685.	Zschokke 506.
Vogt 95, 255, 506.	Wiedersheim 128.	Zunker 677.
Voit 652.	Wierzejski 603 fg.	Zuntz 652.

Alphabetisches Sachregister.

A.

- Abies excelsa* 457, *pectinata* 457.
Ablepharus 133.
Abranchae (*Lepetidae*) 227.
Abraxas grossulariata, Schutzmittel
 348, 668, *marginata* 667.
Acanthochiton, Systemat. 865.
Acanthocystis 52.
Acera 236.
Achatina 236.
Achillea abrotanoides 460, *atrata* 459,
Clavenae, Anpassungserscheinungen
 459, *lingulata* 459, *moschata* (Wild-
 fräuleinskraut) 459, *nana* 459.
Acidalia aversata 669, *trigeminata*
 669 fg.
Acmaea 221.
Acroperus leucocephalus 511, 514.
Acrophylax cerberus 515.
Actaea, systemat. Stellung 234 fg.
Actaeonidae 235.
Actinosphaerium, Regenerationsfähig-
 keit 573.
Adeniophis (*Elaps*) *bivirgatus* 527,
(Callophis) intestinalis 527.
Adiantum capillus Veneris 454.
Aeolidae 236.
Aeolis 236.
 Ärenchym 762.
 Äromorphosen 761.
Aeschynomene indica 763.
Agabus bipunctatus 507 fg., 515, *bi-*
pustulatus 507 fg., 515, *b. alpinus*
 511, *congener* 507 fg., 515, *guttatus*
 507, 515, *Solieri* 509, *subtilis* 507,
 515, *Sturmi* 507, 515.
Agama agilis 130, *aspera* Werner 130,
inermis 130, *sanguinolenta* 129, *stellio*
(Stellio vulgaris) 129, *Turnevillii* 130.
Agamidae, Geschlechtscharaktere 129.
 Agrikulturchemie, Lehrbuch von A.
 Mayer 447.
Alaria 530.
Alauda arvensis, Sporen 238.
 Albinismus 44 fg., 65 fg., periodischer
 70, Ursachen 68 fg., Vererbung 66 fg.
Alca Bruenichii 170.
Alchemilla alpina 451, 462.
 Algen, Farbstoffe 422; A., Meeres-,
 Lichtabsorption 529.
Algiroides nigropunctatus 131 fg.
Alisma natans 766, 769, *plantago* 766,
 769.
 Allgemein-Wirkungen von Reizstoffen
 557.
Alona affinis 511, 514, *Cambouci* 870,
lineata 507, 514, *quadrangularis* 507,
 514.
Alonella excisa 514.
 Alpenflora, bosnische 458, 463.
 Alpenlattich, Vorkommen 458.
 Alpenrosen, Vorkommen 454.
 Alpen, Taschenflora 416.
Alsophylax pipiens 129.
 Alterations-Erscheinungen 724.
 Alumnol, desinfizierende Kraft 524.
Alyssum Wulfenianum 451.
 Amazonen - Ameise, Vorkommen erga-
 toider Weibchen 606 fg., 644.
 Ameisen, Bed. f. d. Weismann'sche
 Vererbungstheorie 606, ergatogyn
 Formen, Erklärung 606 fg., A-
 Zwischenformen 88 fg.

Amöben, bei Enteritis 677, 680.
Ampelopsis hederacea 738 fg., 851,
Veitchii 738, 851.
Amphibolurus muricatus 349.
 Amphimixis Weismann's 48; Kritik
 147 fg., 189.
 Amphineuren, Systemat. 859 fg.
Amphioxus 222.
Amphipoda Syriens 870.
Ampullaria 232.
Anabaena 353.
Anas-Eier 448.
 Anatomie, Lehrbuch 255.
Ancistrocladus 740.
Ancistromesus 221 fg.
Andricus noduli 801.
Androsace glacialis 462.
Anemona narcissiflora 451, 462.
Anisonema grande 506, 514.
Anguis, Geschlechts-Unterscheidung
 131.
 Anisophyllie, lateraler Gewächse 159,
 sekundäre 159, tropische 159 fg.
Anochesus Ghiliani Spin. 608.
Anodonta-Larve, Parasitismus auf
 Fischen 115.
Anolis 130.
Antennularia 818, *antennina*, Bary-
 morphose 735.
Anthyllis 728.
Anuraea aculeata 605, *brevispina*
 Gosse 605, *Congispina* 507 fg.,
regalis Imhof 605, *squamula* Ehb.
 605, *testudo* Ehrenb. 605, *testudo*
 Thorpe 605, *valga* Ehb. 605.
Aphilothrix lucida Hfg., Gallen 744,
radicis 801.
Apoda, Exkretionsversuche an *Synap-
 tidae* 391.
 Apomixis Haacke's 48.
Arabis 754, *alpina* 457.
Araschnia 663.
Archaeopteryx 480.
 Argentamin, als Desinficiens 523.
 Argentum-Casein, als Desinficiens 523.
Arnica 462.
Artemisia, Gallen, *campestris* 744, *sco-
 paria* 744.
Arthropoda, myrmekophile und termito-
 phile 191, Verzeichnis hochalpiner 507.

Aspidogaster conchicola, Muskulatur
 und Sinneszellen 216, 410.
Asplenium septentrionale 454.
Astacus fluviatilis, Struktur des Chitin-
 panzers 279.
Asterionella gracillima 517.
*Astraliu*m 231.
Astrantia major 462.
Atemeles emarginatus 633 fg., *paradoxus*
 633 fg., *pubicollis*, Symbiose bei
Formica rufa 613 fg., Anm. 633 fg.
Atheya Zachariasii 409.
Atropa Belladonna 453.
Atta 619.
 Auerwild, Ernährung 295.
 Augenhöhlen-Messungen bei Weddas
 204.
 Ausfallserscheinungen nach Kleinhirn-
 läsionen 363 fg.
 Ausfrieren, der Organismen 373.
 Auslösung und Reizwirkung 42.
Azalea labyrintica 350.

B.

Bacillariaceae, limnetische, Frühjahrs-
 vegetation 517.
Bacillus fluorescens, Anpassungsver-
 suche 109, der roten Milch 110, *B.
 pyocyaneus* 99 fg.
 Bakterien, zur Biologie 103 fg., An-
 passung an Temperaturen 108 fg.,
 Einfluss des Lichtes 108 fg., B. des
 Meeres 444 fg., B.-Formen durch
 Anpassung 446.
 Bakteriengifte, Ursprung und Beschaf-
 fenheit 96.
Bacterium photometricum 108.
Balaenoptera musculus 166.
 Bandwürmer, Nervensystem 14 fg.
Bartsia alpina 462.
 Barymorphose 732.
Beanella rissoi 859.
 Befruchtung, Bedeutung 145 fg.
Begonia Schmidtii 728.
Bellidiastrum Michellii 451.
Beluga leucas 168.
Berberis vulgaris, Xero- und Hygro-
 morphosen 756.
 Bewegungsfähigkeit der Vögel 402.

Bicatillus extintorium L. a. m. 233.
Bidens Beckii 766.
Bignonia capreolata 738.
 Bilateralität, Ursachen 735.
 Biologie, Vorlesungen 302.
 Biologische Merkmale zur Systematik der Vögel 401.
 Biol. Station in Plön, Besprechung nach den Forschungsberichten 408.
Bipalpus v. s. iculosus 414.
 Birkwild, Ernährung 296.
Biscutella laevigata 462.
Bythinella contempta 870, *Palmyrae* 870.
 Blätterhühnchen (*Parridae*), lange Kralen 243.
 Blattstruktur, Bez. z. Licht 728 fg.
 Blütenbiologische Floristik 78.
 Blütenbiologie, historische 539.
 Blutalge, Farbstoff 417.
 Blutkörperchen der Enchytraeiden 26.
Bornella 236.
Bosmina 355.
 Botanik, Lehrbuch 254.
Bothrops formosus 527, *viridis* 527.
Bothryocephalus 15.
Botryllus 504.
Brachionus „neue“ Arten 602, *Bakeri* 603, *cluniorbicularis* 602, *dorcas* 603, *Entzii* 602, *pala* 603 fg., *pentacanthus* 602 fg., *quadratus* 603, *rhenanus* 602.
Brachylophus 130.
Branchipus Ledoulxi 870.
Broderipia 231.
Bryopsis muscosa 734, 820.
Buckholzia appendiculata Mich. 31.
 Bulgarien, Flora 455.
Bulimus 235.
Bungarus 139, *semifasciatus* Kahl 527.
Bupleurum ranunculoides 451.

C.

Cabera exanthemata 667, *pusaria* 667 fg.
 Calcosphäriten 273.
Callianira 144.
Callidina elegans 510, 514.
Callitriche autumnalis, Reizempfindlichkeit 35 fg.

Callochiton corallina Risso 859, *laevis* 859, *rubicundus* 859.
Callopistes maculatus 131.
Calomba 33.
Calyptraea sinensis 233.
Calyptraeidae, System 233.
Cancellaria 235.
 Cancroin von Adamkiewicz 686.
Candona candida 511, 515.
Canthocamptus hibernicus incertus 870, *rhaeticus* 513, 515.
Caotes 130.
Capulus 233.
Carabus auratus 350.
Carchesium 414.
Cardamine pratensis 761.
 Carotin, Trennung in rotes und gelbes 419 fg.
 Carotinine 424, 426
Caryophyllaceae 14.
Cassidaria 234.
Casuaridae 239.
Caulerpa prolifera Lamour, Untersuchungen der Membranen 275, 727, 819.
Cecidomyia artemisiae 744, *poae* 799, 824 fg.
 Cellulose-Membranen, Struktur 275, der aus Kupferoxyd-Ammoniak ausgeschiedenen 278, Sphärokrystalle aus C.-Lösung 279.
Cemoria (= *Punctarella*) 229.
Centropygia 731, *aculeata* 510, 514, *ecornis* 510, 514.
Cerastes cornutus 131, 527 fg., *viperæ* 527.
Ceratium 95, 413, *hirundinella* 414, 506, 514.
Ceratophora aspera 130, *stoddaerti* 130, *tennenti* 130 fg.
Ceratophyllum demersum, Reizerscheinungen 1 fg., 34 fg.
Ceriodaphnia 353, 414, *Rigaudi* 870.
Cerithium 232.
Cestodae, Nerven 14 fg.
 Ceylon, Anthropologisches 195 fg.
Chaerophyllum fumarioides 451.
Chaetoceros 95.
Chalcides 133.
Chamaeleolis 130.

- Chamaeleon antinaema* 131, *basiliacus* 131, *bifidus* 131, *brevicornis* 131 fg., *calcaratus* 131, *calcarifer* 131, *furcifer* 131, *gallus* 131, *globifer* 131, *labordii* 131, *monthe* 131, *Melleri* 131, *minor* 131, *montium* 131, *nasatus* 131, *Oweni* 131, *Parsoni* 131, *rhinoceratus* 131, *shanhessyi* 131, *vulgaris* 131.
Chaetoderma, Systematisches 868.
Characeae, Reizerscheinungen 36 fg.
Chara vulgaris 36.
Chelosania 130.
 Chemomorphosen 742.
Chenopus 234.
 China, z. Naturgeschichte 91 fg.
Chirocephalus Bairdi 870.
Chirodota pellucida Vahl., Exkretion 390.
 Chitinpanzer, Struktur bei *Astacus* 279.
Chiton, Subradula-Organ 224.
Chitonellus (= *Cryptoplax*), systemat. Stellung 864 fg.
 Chitoniden, system. Beziehungen 859 fg.
 Chlorophyll, Isolierung 419.
Chondropython viridis Schleg. (*azureus* A. B. Meyer) 136.
Chondrus (Bulminius) 235.
 Chromatophoren, Funktion 530.
Chroococcaceae 115.
Chrysomoeba pelagica 410.
Chrysopelea 139.
Chydorus Letourneuxi 870, *sphaericus* 507, 511, 514.
Cichorium Intybus 453.
Cidaria ferrugata 669 fg.
Cininyxis belliana 127, *erosa* 127.
Cinosternum cruentatum 127, *integrum* 127, *leucostomum* 127, *odoratum* 127, *pennsylvanicum* 127.
Circaea lutetiana 731.
Cistudo europaea 350.
Cistus salvifolius 454.
Cladocera Syriens 870.
Clausilia 235.
Clepsine binoculata 507, 514.
Clypidina notata C. 228.
Clytia viridicans Metsch., Entodermbildung 438.
Cnemidophorus lemniscatus 131.
 Coccidien als Infektionserreger 681 fg.
Coccidina crystallina 506, 514.
Coecum 864.
Coelopeltis 527, *lacertina* 527.
 Collodium, Gerinnung 267.
Collosum, Vakuolenflüssigkeit 856.
 Ölom, bei Gastropoden 226.
 Ölomtheorie 466 fg.
Colpoda cucullus 506, 514.
Coluber aesculapii 350, 527, 672, *longissima* 672.
Copeus caudatus 514.
Copopoda 869 fg.
Corambe 236.
Cordilene 820.
 Cornalia'sche Körperchen 677.
Coronella austriaca Lanz. 135, 347, 527, 672 fg. var. *Fitzingeri* 674.
Corydalis ochroleuca 454.
Cornus sanguinea, Anisophyllie 159.
Corvus corax 169.
Cottus gobio 123, 507, 515.
Crematogaster sordidula 609.
Cremnoconchus 232.
Crepidula 232 fg.
Crucibulum 232 fg.
Crustacea Syriens 870.
Crustaceae, im Mendota-See 352, limnetische, vertikale Verteilung 686 fg.
Ctenophora, subepitheliale Nervenplexus 140 fg.
Cucumaria pentactes L., Exkretion 390.
Cuscuta glomerata 837, Thigmomorphose 736.
 Cuticula, der Cestoden 22 fg.
Cyanophyceae, Ursache des Schwebvermögens 118 fg.
Cyclobranchae (Patellidae), Einteilung 226.
Cyclops albidus 507, 515, *brevispinosus* 353, *fimbriatus* 511, 515, *Leuckartii* 353, *oithonoides*, vertik. Verteilung 686 fg., *serrulatus* 511, 515, *strenuus* 413, 507, 511, 515, *vernalis* 515.
Cyclocypsis laevis 511, 515.
Cyclophorus 231.
Cyclopsine alpestris 507, 513.
Cyclura 130.
 Cydippe, Untersuchungsobjekt auf Nervenplexus 141 fg.

Cynipiden-Gallen 743.
Cynosurus echinatus 454.
Cyphoderia ampulla 506, 514.
Cypraeidae 231.
Cypria ophthalmica 511, 515.
Cypridopsis smaragdina 511, 515.
Cysticercus cellulosae 15.
Cystophora cristata 165.
Cystopus candidus 754.
Cytisus hirsutus 454.

D.

Daphnia 414, *helvetica* 509, 511, 514, *hyalina* 353, *longispina* 507, 514, *pennata* 511, 514, *pulex* var. *pulicaria* Forbes 353, *Schoedleri* Sars. 353, *Zschokkei* 509, 511, 514.
 Darwin'sche Theorie, Vorlesungen 415.
Decapoda Syriens 869 fg.
Dendraspis angusticeps 527, *jamesoni* 527.
Dendrelaphis 139.
Dendrocoelum lacteum 21, 439.
Dendriophis 139.
Dendronotus 236.
Dentaria polyphylla 456, *trifolia* 456.
Deronectes griseostriatus 507, 513, 515.
 Desinfektion, durch Silberpräparate 529.
Desmareestia aculeata 530 fg.
 Determinantenlehre Weismann's, Kritik 147 fg., 189, 481.
 Diabetes und Kohlehydrate 298.
Dianthus strictus 451.
 Diaptomin 424 fg.
Diaptomus bacillifer 413, 507, 515, Carotin 423, *castor* 426, 507, *denticornis* 507 fg., 515, *Galebi* 870, *gracilis* 507, *oregonensis* Lilly 353.
Diatoma tenue var. *elongatum* 517.
Dichthadia 608.
Diffugia acuminata 506, 514, *constricta* 514, *proteus* 506, 514, *pyriformis* 506, 510, 514, *spiralis* 510, 514.
Digitalis grandiflora 453.
Dileptus tracheloides, Symbiose mit Zoochlorellen 410.
Dinobryon 413, *divergens* 519, *sertularia* 514, s. *alpinum* 506, *stipatum* 519.
Diplodiscus subclavatus 217.

Diporophora 129.
Dipsas 139.
 „Disposition“, Rolle in der Vererbungstheorie 352.
Distichopora violacea 439.
Distira lapemidoides 135, *viperina* 135.
Distomum cylindraceum 217.
Docoglossae 227 fg.
Dolium 234.
Dondersia, Systematisches 867.
Dorididae 236.
Doridopsis 236.
Dorycnium herbaceum 453 fg.
Dorylaimus polyblastus 514, *stagnalis* 510, 514.
Dorylidae 608.
Dorylus 608.
Doto 236.
Dracaena, Barymorphose 734,
Draco volans 130.
Dromaeidae (Emus) 239.
Drusus nigrescens 515.
Dryas oktopetala 451.
Drypis spinosa 451, 461.
 Dunkelheit, Wirkung auf Pflanzen 1, 13.
Dytiscus dimidiatus 351, *marginatus* 351.

E.

Echinus microtuberculatus 796.
Echis carinata 527.
Ectinosoma Barroisi 870.
Edraeanthus dalmaticus 451, 461.
 Eheliche Verhältnisse der Vögel, systematischer Wert 478.
 Eidechsen, sek. Geschlechtscharaktere 128.
 Eier, Dotter und Eiweiß 448.
Elaps corallinus 527.
Elaeidae 527.
Elaeys extendens 511, 515.
Elodea canadensis, Reizempfindlichkeit 34 fg., Wurzelbildung 37 fg.
Elysia 236.
Emarginula elongata Costa 223, sp. 228 fg., *obovata* A. d. 228.
Ematurga atomaria 667 fg.
 Embryonalmantel und Decidua reflexa 124 fg.

Emys orbicularis 128 (*europaea* Schn.,
Cistudo latalia Strauch) 128.
Enchytraeidae, Anat. und System. 25.
Enchytraeus, *Buchholzii* V ejd. 31, *Leidigii* 30.
Enhydrina 135.
Enhydria curtus 135, *Hardwickii* 135.
 Entwicklungsmechanik, z. Frage 44 fg.
 Entwicklungsreize 87 fg., 640
 Entwicklungstheorie O. Hertwig's
 286, 777 fg., 805 fg.. Driesch's
 305 fg.
Enyaloides 129 fg.
Epeira diadema 350
 Epheu, Reizreaktion 727, 818.
Ephydatia Syriens 869.
 Epigenesis 44 fg.
Epilobium parviflorum, Anisophyllie
 159 fg.
Epipactis palustris 729.
Epistylis 414.
Equisetum lineosum 731, *variegatum*
 731.
 Erfrieren und Auftauen 376
Ergaea 232, *plana* 233.
 Ergatogyne Ameisenformen 606 fg.,
 619 fg., 625 fg.
 Ergatoide Ameisenweibchen 606 fg.
 Ergologie der Weddas 257.
Erigeron alpinus 451.
Eritrichium nanum (Himmelsheerold)
 462.
 Ernährung der Pflanze 447, der Vögel
 403, als system. Merkmal 477.
Ervum 728.
Erysiphe 737.
Erythraea centaurium 453.
Erythromyza, Farbstoff 426.
Escholtzia cordata (*Callianira bialata*)
 329.
Eublepharidae, Geschlechtsverschiedenheit 129.
 Eucarotine 424, 426.
Euchlanis dilatata 510, 514.
Eudorina elegans 410, 519.
Euglena sanguinea, Farbstoffe 423 fg.,
viridis, Thermotropismus 556.
Eupithecia abietaria 667 fg., *absynthiata* 671, *castigata* 671, *Crewe* 671,
digitaria Dietze 668, *francinata*

669, *innotata* 669, *oblongata* 668,
pussillata 667 fg., *succenturiata* 669,
verrataria H. S. 668.

Euplocamus 236.

Evolutionstheorie, Geschichte und Autoren 415.

Exkretion bei Holothuriern 390.

Exoascus 754.

F.

Fagus 728.

Falco candicans 168.

Fauna der Gewässer Syriens 869 fg.,
 hochalpiner Seen 506.

Feltria minuta 513, 515.

Festuca Halleri 462, *violacea* 462.

Fettfarbstoffe (Lipochrome) 426.

Ficus scandens 758.

Fieber 558.

Fiona 236.

Fischteiche, biolog. Bonitierung 847.

Fissurella 224.

Flora, Bulgariens 455, der Alpen Bosniens 458, mediterrane 451.

Floscularia 414.

Formbildende Kraft des Organismus
 571 fg.

Formica fusca 607 fg., 627 fg., *pratensis* 611, *rufa*, Zwischenformen 90, 611, 633, 720, *rufa-pratensis* 614 fg.,
rufibarbis 609 fg., *sanguinea* 600, 611 fg., Symbiose mit *Lomechusa* 613, 632 fg., 646.

Formicoxenus 608, *nitidulus* 617 fg., 638 (= *Stenamma Westwoodi*) 619.

Fragilaria crotonensis 517.

Fraxinus ornus 454.

Fredericella sultana Blumenb. 503.

Friedericia bichaeta n. spec. subspec.
typica 28 fg., *bisetosa* 27 fg., *bulbosa*
Rosa 31, *galba* Hoffm. 31, *Leydigii* Mich. 30, *lobifera* V ejd. 31,
oligosetosa 26 fg., *Ratzelii* Eisen 25 fg., *striata* Lev. 31, *senuis* 27, 30.

Fucaceae, Chromatophoren 530.

Fucus vesiculosus 531.

Furcularia gibba 514, *micropus* 514.

Galerita arborea 239.
Galerus 232 fg., *maculatus* (*Sigapatella* Less.) 233, *sinensis* 233.
Galium purpureum 453 fg.
 Gallen 704, 742, 753 fg., Zweckmäßigkeit 849 fg.
Gammarus fluviatilis 411, *pulex* 507, 515.
Gardenia Palenkanana 159, *Stanleyana* 159.
Gastropoda, zur Phylogenie 220.
 Gastrula, zur Auffassung 436.
Geckonidae, Geschlechtsunterschiede 129, 139, Zeichnung 346.
 Gefrierungsexperimente 372 fg.
Gena 231.
 Generalpolarisation des Eies (Roux) 385.
 Genitalien, der Vögel 400.
Gentiana acaulis 460, *asclepiadea* 453, *crispa* 460, *cruciata* 453, *lutea* 451, 462, var. *symphandra* 458, *verna* 451.
 Geographische Verbreitung der Vögel 875 fg.
 Geometriden, Streifung 668 fg.
 Geotropismus 74, negativer 595.
 Gerinnung, in mechanisch-ätiologischer Hinsicht 267.
 Geschlechter, Differenzierung 84 fg.
 Geschlechtsunterschiede, sekundäre bei Reptilien 125 fg.
 Geschwülste, Beziehung zu Protozoen 676, 700.
 Gesundheitspflege, Versammlung des deutschen Vereins 656.
Gibbula 229.
Glaucoma scintillans 506, 514.
 Glochidien der *Anodonta*, Parasitismus 115.
Gloietricha echinulata P. Richter 113, 409.
Glyphis costaria 230, *reticulata* 230.
Gnaphakum norvegicum 451.
 Goldfische, Vererbungsverh. 71.
 Golgi'sche Methode, Vorläufer 19.
Gonatodes 133.
Goniodoris 236.
 Gonokokken-Desinficiens 524.
Gonyocephalus 130.

Graptia c-album 660 fg., *egea* (Cramer) 662.
Gymnodactylus Danilewskyi 129, *Kotschyi* 129.
Gymnosphaera albida 52.
 Gynaikoiden Arbeiterinnen bei Ameisen 609 fg., 627 fg.
Gyrator hermaphroditus 510, 514.
Gunda ulvae 216.

H.

Haare und Pigment 64, Verhalten bei Rückbildung 246.
 Haarlosigkeit des Menschen, phylogenetische Deutung 251.
 Hämatochrom Cohn, ein Sammelbegriff 417.
Haematococcus pluvialis, Farbstoff 417 fg.
Halibacterium 444, *pellucidum* 446, *polymorphum* 446.
Haliotis 222 fg., Seitenorgane 860.
Halistemma 236.
Haplolophium 738.
Hardella thurgi 127.
Harpia vinula var. *phantoma* (Dalm.) 661.
 Harze, Gerinnung 268.
 Haselwild, Nahrung 297.
Hatteria, Geschlechtsunterschied 126.
 Haustiere der Weddas 261.
Helephorus acneipennis 507, 515, *alpinus* 507 fg., 515, *glacialis* 507, 515, *rugosus* 507, 515.
 Heliotropismus 9.
Helix hortensis, Cercaria-Räume 218.
Helleborus niger, Mechanomorphosen 740.
Helochares lividus 507, 515.
Hemidactylus turcicus 129.
Henlea leptodora Vejđ. 31, *ventriculosa* d'Udekem 31.
Hermaea 236.
 Hermaphroditen bei Ameisen 620.
Herminiesa elaphroxylon 763.
Herpeton 131.
 Herz, der Vögel 399.
 „Herzkörper“ bei Enchytriden 26.
Heterocentron diversifolium 734, 818.

Heteroscepe robusta 515, *vetasta* 507.
 Hexenbesen 754.
 Hinterzehe, Verkümmern bei Vögeln 239.
Hippuris vulgaris 763, 765, Reiz-
 erscheinungen 35.
 Hoden, Beziehung zu den Keimblättern 475.
 Höhenverbreitung, der Bäume in Bos-
 nien 457.
Holothuriae, Exkretion 390.
 Holz, als Nahrungsmittel 259.
Homogyne alpina 451.
 Hodgkins-Preis 1894 160.
 Honig, als Nahrungsmittel 261.
 Hornisse 720.
 Hühnerei, Farbstoff 423, Dotter und
 Eiweiß 448.
Hyalodaphnia Kahlbergensis, vertikale
 Verbreitung 687.
Hydra viridis 325, 436.
 Hydroidkorallen 439.
Hydrophis (Distira) coronatus 135,
cyanocinctus 134, *gracilis* 135, *lorea-*
tus 134, *obscurus* 135, *ornatus* 134.
Hydroporus alticola 507, 513, 515, *griseo-*
striatus 509, *memnonius* 507, 509,
 515, *nivalis* 507, 509, 511, *ovatus*
 515, *palustris* 507, 515, *septentrio-*
nalis 507, 509.
Hygrobatas longipalpis 507, 515.
 Hygromorphosen 756, 761.
Hypericum hirsutum 453, *montanum*
 453, *perforatum* 453.
Hyperoodon rostratus 167.

J.

Janacus 232.
Janthina 234.
Janus 236.
Japalura 130.
Jasione orbiculata 460, *supina* 451.
Jasminum fruticans 730.
Iguana 130.
Iguanidae, Geschlechts-Charaktere
 129.
 Incestzucht, Folgen 73 fg., 174 fg.
 Induktion spezifischer Gestalt 722.
Insecta Syriens 869 fg.

Intelligenz der Tiere, z. Auffassung
 642 fg.
 Intraselektion und Personalselektion
 82 fg.
Inula candida 459.
 Inulin, Krystalle 272.
 Jochfortsatz, Henkelform beim Wedda
 201.
Isoetes lacustris 763, *Malinverniana* 763.
Jussiaea grandiflora 762, *repens*, Ären-
 chym 762, *salicifolia* 762.
 Iva (Wildfräuleinkraut), Vorkommen
 459.

K.

Kachuga trivittata 127.
 Käfer, Europas, biol. Litteratur 31 fg.,
 Erklärung aller Namen 655, K. Mittei-
 europas 719.
 Keimblätter, Begriff 427 fg., 466 fg.
 491 fg., primäre morphol. Deutung
 433 fg., z. Geschichte 490, z. Ter-
 minologie 432.
 Keimgehalt des Meeres 444.
 Keimplasma, Unhaltbarkeit der Theorie
 Weismann's 586.
 Kieselsäure, Struktur beim Eintrocknen
 271.
 Kleinhirn, physiol. Studien 355, 403,
 -rinde, Histogenese 745.
Knautia arvensis 754.
 Kohlehydrate, als Nahrungsmittel 298.
 Kommabacillen und Halibakterien 446.
 Kontakt, als formativer Reiz 736.
 „Korrelation“, Begriff u. a. 722.
 Krebs, Erysipelserum 686, Heilung
 durch Entstehung der Protozoen
 684 fg.
 Krallen, ungewöhnliche Länge durch
 Nichtgebrauch 242.
 Krokodil, fehlende sek. Geschlechts-
 unterschiede 127.

L.

Lacerta agilis 131 fg., 349 fg., *Dan-*
fordii 131 fg., *erythronotus* 131 fg.,
v. major 132, *muralis fusca* 131 fg.,
 349 fg., *ocellata* 131, *oxycephala* 131 fg.,
pater 131, *peloponnesiaca* 131 fg.,
vivipara 131 fg., 349.

Lagopus rupestris 109.
Lamellaria 232, 234.
Laminaria 530, *digitata* 531.
 Landschildkröten, zur Biologie 815.
Langaha 131.
Laophonte Mohammed 870.
Laopteryx 480.
Larus glaucus 169.
 Larvenkatalog von Ruppertsberger 31 fg.
 Larve und Embryo, Vergleich 577.
Lasius fuliginosus 720.
 Leben, Lehre vom 587.
 „Lebenskraft“ 43.
Lebertsia tau-insignata 511.
 Leichenbehandlung, bei den Weddas 263.
Lemuroidea (Halbaffen), Rückbildung der Nägel 244.
Lepetidae 227 fg.
Lepidophyma 129.
Lepidopleurus cajetanus 859 fg.
Lepidoptera, Descendenztheoretisches 657 fg.
Lepismium radicans 727, 818.
Leptochiton asellus 859.
Leptodora 355.
Leptothorax acervorum 617 fg., 637, *muscorum* 619, *tuborum* 619.
Lepus glacialis 166.
Lestris parasiticus 169.
 Leukocytose 558.
Lialis Burtolli 129.
 Lichtabsorption durch Meeresalgen 529.
 Licht, bakterientötende Wirkung 103, Einfluss auf Pflanzenwachstum 4, Ursache morphologischer Reizreaktionen 725, 815 fg.
Ligula digramma 15, *monogramma* 15.
 Lienterie, durch Amöben 677.
Limapontia 236.
Limnaea truncatula 507, 511, 515.
Limnaeus palustris 411, *stagnalis* 411.
Limnesia histrionica 507, 515.
Lina-Carotin 424, *populi* 424.
Linus lacteus 289.
Linum capitatum 451, *extraaxillare* 451.
Linaria spuria 730.
Liolaemus 129.
 Liporrhadin 424.
 Lithium-Larven 755.

Lithona pica L. 250.
Lomechusa strumosa 32, 613, 632 fg., 642, 646.
Lophura amboinensis 130.
 Ludwig, Nachruf 689.
Lumbriculus variegatus 510, 514.
 Lungen, als Exkretionsorgan 397, der Vögel 399.
Luvunga 740.
Lyngbya 355.
Lyriocephalus 130.

M.

Macrobiotus macronyx 511, 515, 772 fg.
Macropodidae (Känguruhs) 245.
Macrothrix hirsuticornis 501, 513 fg.
Maja squinado (Seespinne) Farbstoff der Eier 423.
 Makroergate Form der Ameisen 610 fg., 627 fg.
 Malaria-Plasmodien 679.
Marchantia 325, 725, *polymorpha* 799.
Margelis 739.
Marginella 235.
Marsilia 732, 818.
Marsupialia diprotodontia 245.
 Maximaltemperaturen für Fische 752.
 Mechanomorphosen sens. strict. 739.
Melania 232.
Melanopsis Saulcii maxima 870.
Melibe 236.
Melissa officinalis 453 fg.
Melosira distans var. *laevissima* 515.
Melosira laevissima 411.
Mentha aquatica, Anisophyllie 159, Xeromorphose 158.
Mergulus alle 170.
Mesenchytraeus setosus Mich. 26, 31.
 Mesoblast und Mesenchym 466.
 Mesoderm 466 fg.
Metopocerus 130, *cornutus* 130.
Metopidia bractea, 507, 514.
Micrococcus prodigiosus 99 fg., *rhodochrous* 424.
Microstoma inerme Zach. 410, *canum* 410.
 Miescher'sche Schläuche 839.
 Mikrogyne Form bei Ameisen 617, 636 fg., 637.

Milzbrandbazillen, Verhalten bei verschiedenen tierischer Wärme 111.
Mimulus Tilingi 730.
Mitra 235.
 Mollusken, systematische Einheit 236, Verzeichnis hochalpiner 507, Übersicht der Schweizer M. 713 fg.
Mollusca, *Syriens* 869 fg., Untersch. gegen *Solenogastes* 865.
 Monaden, bei Lippenkrebs 677.
Monhystera crassa 510, 513 fg.
Monobrancher 227.
Monodon monoceros 168
Monostomum mutabile 21 fg.
Morenia 127.
Mormon arcticus 170.
 Morphogene (formative) Reizreaktionen 721 fg., 753 fg., 792 fg., 815 fg.
 Morphologische Polarisation embryonaler Objekte 385 fg.
Mulgedium Panicci 457.
 Muskeln, Beziehung zu den Keimblättern 474.
Myazastrum radians 573.
Myxosphaera, spez. Gewicht 856.
Myriophyllum proserpinacoides 14, Einfluss d. Lichts 40, *spicatum* Reizerscheinungen 13, 35, 765.
Myrmica isomorpha Först. 617, *laevinodis* 617 fg., 637, *rubida* 609, 619, *ruginodis* 611, 617 fg., *scabrinodis* 611 fg., *sulcinoides* 609.

N.

Nacella 227.
Nacellinae 227.
 Nachauslese (Postselektion) 584.
 Nachruf auf Ludwig 689, auf Pasteur 785.
 Nahrung, einheimischer Vögel 295 fg.
 Nährsubstrate, f. Bakterien, eiweissfreie, 99 fg.
Naja bungarus (*Ophiopagus elaps*) 527, *haje* 527.
Najas mayor 33.
Nardus stricta 462.
Narica 231.
 Nektria-Rot 424.
Nematus Vallisnerii (syn. *Capreae*) 742, 799.

XV.

Nemura variegata 511, 515.
Neomenia 868.
Nereis 329.
Nerita 231.
Nerisilia 231.
Neritina 231.
Neritopsis 231.
Nerium Oleander 275.
 Nervenendigungen bei Bandwürmern 14 fg.
 Nervenetze 142.
 Nervenplexus, subepitheliale, bei Ktenophoren 140 fg.
 Nicolaier'scher Bacillus 101.
 Nieren der Vögel 400.
Nigritella angustifolia (Männertreu) 462.
Niphargus tatrensis 515.
 Nomenclator coleopterologicus 655.
Norops 130.
Nostocaceae 115.
Notholka acuminata 605, *foliacea* Ehrenb. 605, *inermis* Ehrenb. 605, *longispina* 514, *striata* 605.

O.

Odobaenus rosmarus 165.
Odontomachus chelifer Ltr. 608, *haematodes* L.* 608, *h. var. microcephalus* Em. 608.
Odontostomus 235.
Oedura 129.
Oliva 235.
Olivella biplicata Sow. 235.
Ononis columnae 454.
Opalina, Regenerationsexperimente 573.
Opercularia nutans 514.
Ophriotrocha 868.
Ophisaurus 133.
Opisthobranchier 236.
Orchis bosniaca 460.
Origanum vulgare (Dost) 453.
Ornithichnites 480.
Ornithodesmus 480.
Ornithoidichnites 480.
Osmerus eperlanus (Stint) 115.
Osmia 789.
Ostrya carpinifolia 454.
Otocryptis 130.
Otopleura auriscati Ch. 235.

Oxygenomorphose 711.
Oxytricha, Regenerationsexperimente 573.
Ozothallia nodosa 531.

P.

Pachygaster Tau-insignatus 509, 513, 515.
Paget'sche Krankheit, durch Protozoen 685.
Pagophila eburnea 169.
Paläontologie (Paläozoologie), Grundzüge v. Zittel, 840 fg., der Vögel 873 fg.
Paläontologische Entwicklung der Vögel, system. Wert 480.
Paludina 231.
Paramaecium aurelia, Thermotropismus 556, *coli* 677.
Parasitismus d. *Anodonta*-Larve 115.
Parmophorus 228.
Pasteur, Nachruf 785 fg.
Patella coerulea 224, *vulgata* 226.
Patelliden (Systematik) 222 fg.
Patina pellucida 222.
Peary Auxiliary Expedition 1894, vorl. zoolog. Bericht 161 fg.
Pebrine der Seidenraupen 677, 788.
Pedalion mirum 507, 510, 514.
Pedata, Excretionsorgane 394.
Pedicularis leukodon 451, *verticillata* 462.
Pelamis bicolor (*Hydrus platurus*) 135.
Pelomyra palustris 573.
Pepionopsis adhaerens 739.
Peltopelar 527.
Pennaria 739.
Permelidae 245.
Peronospora violacea 754, Ursach.
Pflanzenwelt Mittel-Europas, Entwicklungsgeschichtliches 215.
Phagocytose 120.
Phasianella 231.
Pherocera 234.
Phileolus 231.
Philodina erythrophtalma 510, 514.
Philothamnus 140.
Phoca barbata 164, *groenlandica* 165, *hispida* 164, *maritima* 164.

Photomorphosen 120.
Phoxinus la vis 507, 515.
Phragmites communis, Xeromorphosen 758.
Phreoryktes filiformis 514.
Phyllidia 236.
Phyllirrhoe 236, *trematoides* 236.
Phyllocladus europaeus 129.
Phyllopoda Syriens 869 fg.
Physignathus 129.
Physiologie, Allgemeine 587, vergleichende 590.
Physiologisches Praktikum v. F. Schenk 656.
Phytolacca decandra 454.
Phytoptus, formative Reizung 754.
Phytovitellin-Krystalle 273.
Picea omorica 457.
Pigmentbakterien 104.
Pigmentierung, Ursachen 69 fg.
Pigment-Vererbung, Pigmentlosigkeit und Anhäufung 53 fg., Allgem. 63, Bez. zur Haarbildg. 64.
Pilze, Farbstoffe 422.
Pinus leukodermis Antoine 450, 457, *nigra* 457, *pumilio* 457, *silvestris* 457.
Pisidium Foreli, *fossarium* 511, 515, *ovatum* 509, 511, 515.
Pithekanthropus erectus 592.
Placobdella Raboti R. Bl. 410.
Placostylus 235.
Plagioklas-Krystalle in Andesit 273.
Plagiostoma lemani Dupl. 410.
Planaria alpina 507, 514.
Plankton-Expedition, Ergebnisse 93 fg., 444, Pl.-Forschung, Betrachtung der -Aufgaben 380 fg., Pl. im Inglefield Golf 172, Pl., zusammenfassendes 44.
Planorbis homensis 870.
Plantago reniformis 460.
Pleurotomaria 221, 229 fg.
„Plasmatisches Gefäßsystem“ bei Würmern, neue Auffassung 17 fg.
Platysaurus 129.
Plectrophanes nivalis 169.
Pleurophyllidia 236.
Pleuroxus Barroisi 870, *excisus* 511.
Plöner biol. Station 408.
Pneumoderma, Saugarme 864.

Poa alpina (Alpenrispengras), Vorkommen 462, *memoralis*, Wurzelgallen 799, 824.
Polyarthra aptera Rousselot 410, *platyptera* 507 fg., 514.
Polycelis nigra 507, 514.
Polycera 236.
Polychrus 130.
Polyclinum 504.
Polyergus 606 fg., *lucidus* 644, *rufescens* 606 fg., 644.
Polygonum amphibium 763, 767, *chinense* 744.
Polyommatus phlaeas 801.
Polystigma rubrum 422 fg.
Polytremaria 230.
Polystigma-Rot 424.
Polystomum integerrimum 22.
 Postembryonale Entwicklungsreize 621.
Potamogetoa natans, Metamorphosen 766 fg.
Potamolepis Barroisi n. sp. 869.
 Psychologie und Physiologie 590.
 Produktion, beim Plankton, Definition 95.
Proplidium, syst. Stellung 221, 227.
 Prosobranchier, zur Morphologie 220.
 Präformationstheorie 44 fg.
Procellaria glacialis 169.
 Prognathie, alveoläre (Prodentie) 203.
Proneomenia 869.
Proserpina 231.
Protodrilus 867 fg.
Protozoa, Verzeichnis hochalpiner 506, *P.* als Krankheitserreger 676, 700, 834.
Psammodromus algirus 131 fg.
Pseudocordylus 129.
Pseudodichthadia incerta André 608.
Pseudogyne Ameisenformen 611, 628 fg., Symbiose mit *Lomechusa*, 613 Anm.
 Psychologie, III. internat. Kongress, Anzeige und Programm 881.
Puncturella 230.
Pupa 235.
 Pygopodiden 123.
Pygopus, Zeichnung 346
Pyrameis atalanta 660, *callirrhoe* 661, *cardui* 660 fg.
Pyramidella 235.
Pyrgola Barroisi 870.

Q.

Quedius brevis 720.
Quercus, Gallen, *pedunculata* 744, *pubescens* 744, *sessiliflora* 744.

R.

Radiolaria, Schwebemechanismus 856 fg.
Rana temporaria, Nahrung 350, 507.
Rangifer tarandus 166.
Ranunculus aquatilis, Metamorphosen 766. *divaricatus* 766, *fluitans* 764, *Purshii* 766.
Ranunculus divaricatus, Reizerscheinungen 33.
Raphanus 754.
Raphidiophrys pallida 52.
Rathkea octopunctata 476.
 Regeneration 572.
Rheidae (Nandus) 239.
 Reit- und Exerzierknochen 741.
 Reiz, als Auslösung von Entwicklungsanlagen 81 fg.
 Reizerscheinungen (an Wasserpflanzen) 1 fg., 33 fg., Allgem. 41 fg.
 Reizkrümmung pflanzl. Organe, neue Theorie 593.
 Reizphysiologie, kausale Bedeutung in der tierischen Ontogenese 721, 753, 792, 815, 849 fg., R., Literatur 852–855.
 Reizreaktion, morphologische, Zweckmässigkeit 850.
 Reizstärke in formativer Hinsicht 798.
 Reizungserscheinungen vom Kleinhirn aus 358 fg.
 Reptilien, sekundäre Geschlechtsunterschiede 125 fg.
 Respirationsapparate 651 fg.
 Respiratorischer Gaswechsel, Messungsmethode 650 fg.
Rhabditis nigrovenosa 290.
Rhinocola speciosa 744, 795.
Rhodophan 424 fg.
Rhus cotinus 454.
Rhynchonella peittacea, Leber 32.
Rissa tridactyla 169.
 Ringeltaube, Ernährung 297.
Rivulariaceae 115.

Rote Körner 409.

Rotifera, Syriens 870 fg.

Rotifer citrinus 514, *vulgaris* 507, 514.

Rotter'sche Pastillen, als Desinficiens 524.

Rückbildung, durch Nichtgebrauch an Krallen und Haaren 238 fg.

Ruscus aculeatus 454.

S.

Saenuris variegata 510, 514, *velutina* 513.

Sagittaria sagittaeifolia, Metamorphosen 765, 768.

Salea 130.

Salix amygdalina, Gallen 742, 799.

Salmiak, Struktur 273.

Salmo lacustris 507, 515.

Salpa democratica 833, *fusiformis* 95, 831, *Henseni*, Vorkommen 94, *maxima* 831, *mucronata* 95, *punctata* 831, *zonaria* 831.

Salpen 93 fg., z. Entwicklung 831.

Salvia glutinosa 453.

Salz, Bedürfnis bei Naturvölkern 261.

Sarsia tubulosa 485.

Säugetiere, der Peary Auxiliary Expedition 163 fg.

Saxicola oenanthe 169.

Saxifraga biflora 462, *media* 451, *oppositifolia* 462.

Scalaria 235.

Schaltknochen und Schläfenbeinstirnfortsätze an Weddäschädeln 200.

Schädelmessungen an Weddas 196 fg.

Schafgarben, Vorkommen 459.

Scheckung, Wesen, Ursache, Vererbung 44 fg.

Schildkröten 127, sek. Geschlechtscharaktere 127.

Schistocephalus solidus 15.

Schlangenbeschwörer 527.

Schlangen, Geschlechtsunterschied 143.

Schlangen, giftige 526.

Schlangen, Zeichnung 345.

Schmarotzerpilze 409.

Schmetterlinge, Transmutationen durch Temperaturwechsel 658 fg.

246 fg.

Schwarm, Definition 95.

Schweiz, Aquatilia invertebrata 713.

Schwerkraft als formatives Element 732.

Sciassurella 230.

Scorzonera rosea 460.

Scurria 226 fg.

Scutellina 231, *galatea* 221.

Seeu-Tierwelt, hochalpine 506.

Selbstreinigung der Flüsse 106.

Selektionstheorie 415.

„Sekundäre Königin“ bei Ameisen 607.

Sertularella 735, *polyzonias*, Photomorphose 732.

Sertularia polyzonias 818.

Sialis lutera 515.

Sieversia, Vorkommen 462.

Sifrunculus nudus 290.

Sigaretus 232

Silberpräparate, desinf. Wirkung 519.

Silene acaulis 460, *italica* 454, *Sednieri* (Leimkraut) Biss. 451, 460.

Simocephalus vetulus 507, 514.

Sinneszellen bei Bandwürmern 16 fg.

Sitana 130.

Skatulationstheorie 487.

Solanorubin 424.

Solanum 325.

Soldanella alpina 451, *pusilla* 462.

Solenogastres, system. Bez. zu Chitoniden 859 fg.

Solenopsis fugax 619.

Somateria mollissima 170.

Sommer-Landois'sche Zellen 16.

Spechtsfedern, Farbstoffe 423.

Spezialpolarisation des Eies (Roux) 385.

Sphärokrystalle des Inulin u. a. 272.

Spilosoma fuliginosa L. 661, var. *borealis* 662, var. *fervida* 662.

Spongia, Syriens 869.

Stärke, Gerinnung 267.

Staurotypus 127.

Stenodaktylus guttatus 139.

Stenogyra 236.

Stentor, Regenerationsversuche 573.

Stephanodiscus Zachariasii 409.

Sterilität der Arbeitsbienen 84 fg.

Sterna macrura 169.
Stomatella 231.
Stomatia 231.
Stratiotes aloides 763.
Strobilantes scaber 159.
Strombidae 234.
Strombus 234.
Strongylocentrus lividus L. am., Mesenchymbildung 438.
 Struktur der Kieselsäure 271.
 Strukturierte Produkte schaumiger Gerinnung 267.
Struthiolaria 234.
Struthionidae, Hinterzehen 239.
 Subkutane Injektionen, Folgen 647.
 Sublimat als Desinficiens 524.
 Subradularorgan, bei Gastropoden 224.
 Sumach, Vorkommen 454.
 Süßwasserstationen, wandernde und stabile 378
Synaptidae, Excretionsbeobachtungen 391.
Synchaeta pectinata 507, 514.
Syncorine Sarsi 485.
Synedra delicatissima 517, *longissima* 519, *ulna* 519.
 Syrien, Wasserfauna 869 fg.

T.

Tabernaemontana, sek. Anisophyllie 159.
Taenia cucumerina 14 fg., *echinococcus* 15, *serrata* 15.
Tarbophis vivax 527.
 Tardigraden, Beitrag 772.
Tarentola mauritanica 129, 349.
Tejidae, Geschlechts-Charaktere 129.
 Telegonie, ein Fall von T. 333.
Teratolepis 139.
 Terminologie, Beanstandungen 236.
Testudo graeca 127, *ibera* 127, *marginata* 127.
 Tetanusbazillen 101.
Tethys 236.
Tetramorium caespitum 619.
Tetrastemma lacustre Dupl. 410
Thaliaceae 93.
Theodoxia jordani aberrans 870.

Thermotropismus einzelliger Organismen 556.
 Thigmomorphosen 736.
Thladiantha dubia, Barymorphose 733, 818.
Thlaspi alpinum 451.
Thuja occidentalis 723, 800, 823.
Timandra amata 667 fg.
Tinca vulgaris 507, 515.
 Tod, Begriffsbestimmung 575.
Tomognathus sublaevis 608.
Trematodea, Muskulatur und Sinneszellen 216, Nerven 21.
Trentepohlia Jolithus 417.
 Treskavica-Planina, Vegetation 449 fg.
Triacnophorus nodulosus 15, 24.
Trichodina, auf *Cottus gobio* 123.
Trichomonas vaginalis 677.
Trifolium hybridum 760, Metamorphose in *Tr. elegans* Savi 760.
Trilobus gracilis 514, *pellucidus* 510, 514.
Trimeresurus erythrinus 527, *formosus* 527, *gramineus* 524.
Triopa 236.
Tripyla internudia 510, 514.
Triton alpestris 350, *cristatus* 138, *punctatus* 350.
Tritonia 236.
Trochita 232, *radians-Trochatella* 233.
Tropidodactylus 130.
Tropidolaemus sumatranus 527.
Tropidonotus natrix 137, *parallelus* 346, *persa* 346, *tesselatus* 135 fg., (Allg.) Zeichnung 346.
Tubularia mesembryanthemum, Oxygenomorphose 771.
Turbellaria, Nerven 21, 236.
Turbo 231.
Turdus, Eier 448.
Turritella 232.
Tylodina 236.
Tympanocryptis 129.

U.

Ulva latissima 535.
Uncaria 740.
 Ungeschlechtliche Reproduktion 574.
Unio Barroisi 870, *tinctus* 870.
Uria grylle 170.

Urmenschen, Ursprung und Heimat 200.
Uroglena volvox 519.
Uroglatus, Zeichnung 346.
Ursus maritimus 163.
Ustilago Treubii 744.

V.

Vakuolenflüssigkeit, Gewicht bei Meerestieren 855.
Valeriana triptiris 754.
Vanessa antiopa, Abarten 658 fg., *Jo*, Abarten 658 fg., *levana* 801, *polychlorus* 660 fg., *prorsa-levana* und Abarten 662 fg. bis 801, *urticae*, Abarten 658 fg.
Veilchenalge 417.
Velates 231.
Vellejus dilatatus 720.
Veratrum album 668.
Verdoppelung von Körperteilen 574.
Vererbung, erworbener Eigenschaften 548 fg., 740, kritische Beiträge 481 fg., 516 fg., 561 fg., V. u. Verjüngung 571, zur Frage 44 fg., 352.
Vergiftungen, durch Schlangen 526.
Verjüngung 583.
Verlorene Charaktere, phylogenetischer Vorgang 584.
Vermes, Verzeichnis hochalpiner 507.
Vermetus 232.
Veronica urticaefolia 453.
Versammlung der Naturforscher und Ärzte in Lübeck 1895. Anzeige 623.
Vertebrata, Verzeichnis hochalpiner 507.
Viburnum lantana, sek. Anisophyllie 159.
Vicia faba 723.
Viola biflora 451, 462, *calcarata* 451, 462, *lutea* 462.
Vipera ammodytes 131, *aspis* 527, *berus* 134 fg., *cornuta* 131, *latastii* 131, 527, *lebetina* 527, *nasicornis* 131, *persica* 131, *renardi* 134 fg., *rhinoceros* 131, *ursinii* 134 fg.
Vitellorubin 424.
Vitrina 236.
Vögel, der Peary Auxiliary Exped. 168 fg., Systematik 398 fg., 477 fg., 673 fg., Paläontologisches 873 fg.

Vogelstein, Dettler und Zirkow 44.
Volva 235.
Vorticellae, z. Biologie 833.
Vorticella mikrostoma 834.
Vulpes lagopus 163.
Vulvata 232.

W.

Wachstumskompensationen 723.
Wasserlungen der Holothurien 391.
Wasserstoffsuperoxyd u. Lichtwirkung auf Bakterien 105.
Weber'sches Gesetz, in der Phys. der format Reize 793.
Weddas auf Ceylon, phylogenetische Beobachtungen 193 fg., 257 fg.
Wimpertrichter der Holothurien 393.

X.

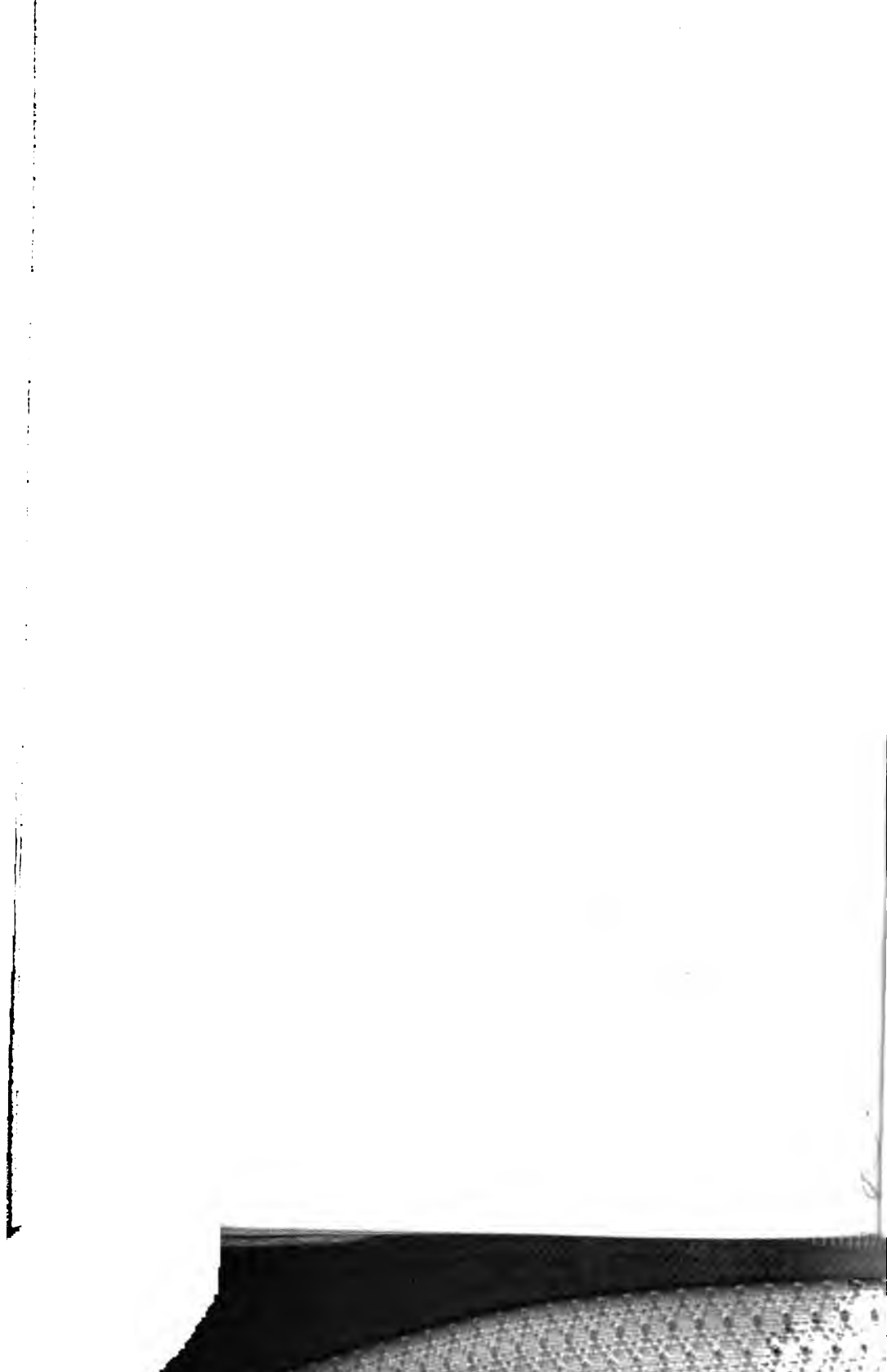
Xanthusiidae, Geschlechts-Charakter 129.
Xenophora 233 fg.
Xeromorphosen 756.
Xiphocercus 130.

Y.

Yamswurzel, Nahrung der Weddas 259.
Yucca, Barymorphose 731, 820.

Z.

Zahnsystem der Herbivoren 92.
Zamenis hippocrepis 527.
Zeichnung, der Schlangen 345 fg.
Zellinklusionen bei Karzinom 684.
Zellkern, Bedeutung 541.
Zellphysiologie und Organphysiologie 588 fg.
Zizyphinus 230.
Zonuridae, Geschl.-Char. 129.
Zonurus cordylus 344.
Zoologie, Lehrbuch v. Boas 79.
Züchtungs-Instinkt der Ameisen 621 fg., 625 fg., 641.
Zuchtwahl, konstitutionelle 72.
Zygobranchier 222.

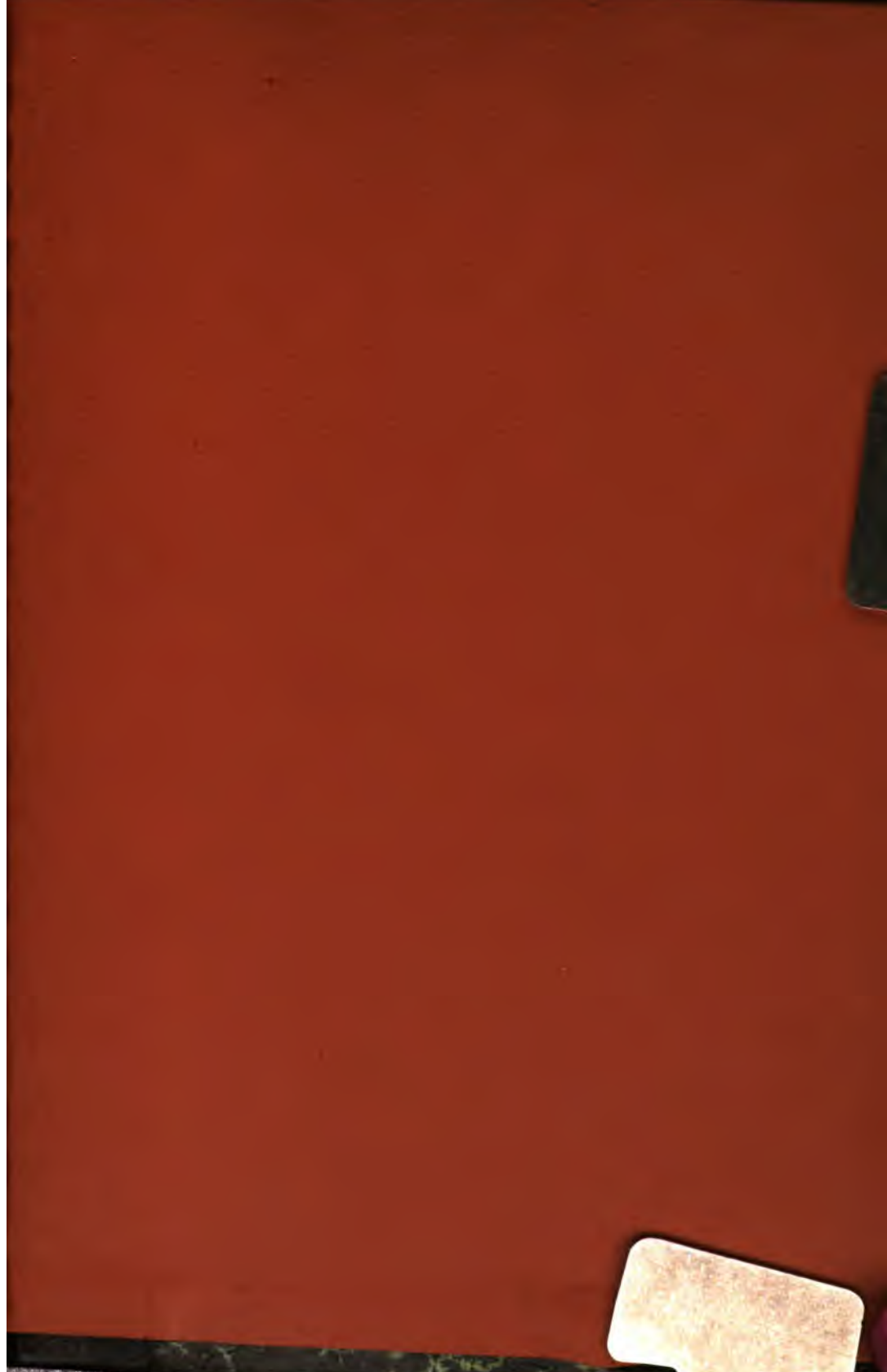














3 2044 103 044 046